

Universidade de São Paulo  
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”

**Variação sazonal de amido em tecidos de reserva do cafeeiro arábica  
na fase reprodutiva**

**Jales Teixeira Chaves Filho**

**Tese apresentada para obtenção do título de  
Doutor em Ciências. Área de Concentração:  
Fisiologia e Bioquímica de Plantas**

Piracicaba  
2008

Jales Teixeira Chaves Filho  
Engenheiro Agrônomo

**Variação sazonal de amido em tecidos de reserva do cafeeiro arábica na fase reprodutiva**

Orientador:  
Prof. Dr. **RICARDO FERRAZ DE OLIVEIRA**

**Tese apresentada para obtenção do título de  
Doutor em Ciências. Área de Concentração:  
Fisiologia e Bioquímica de Plantas**

**Piracicaba  
2008**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP**

Chaves Filho, Jales Teixeira

Variação sazonal de amido em tecidos de reserva do cafeeiro arábica na fase reprodutiva / Jales Teixeira Chaves Filho.- - Piracicaba, 2008.  
69 p. : il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2008.  
Bibliografia.

1. Amido 2. Café 3. Desenvolvimento vegetal 3. Reprodução vegetal  
4. Variações sazonais I. Título

CDD 633.73

**"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor"**

## Dedicatória

**À minha mãe, que o destino levou para longe,  
Minha esposa Lidiane e meus filhos, que a vida  
Trouxe para perto de mim,  
Amo vocês.**

## AGRADECIMENTOS

À Deus por ter me feito forte nos momentos de fraqueza; pela minha existência e a de meus filhos.

Em especial à minha esposa Lidiane pelos maravilhosos anos de convivência, por sempre estar ao meu lado em todos os momentos, pela sua paciência, compreensão e amor durante toda nossa caminhada.

Ao Prof. Ricardo Ferraz não somente pela orientação, mas principalmente pela amizade, compreensão e auxílio durante minha jornada em Piracicaba; pelos ensinamentos sobre fisiologia vegetal e também sobre a vida, que serão eternamente lembrados.

Ao Prof. Favarín, pela amizade e ensinamentos sobre a cafeicultura que me estimularam a levantar questionamentos relacionados ao café e tentar encontrar as respostas.

Aos amigos Peixoto, Cláudio, Rodrigo Mariano, Oberdã, Douglas e Alexandre pelo apoio que sempre manifestaram.

Aos amigos do Laboratório de Fisiologia do Estresse: Lúcio Flavo, Rafael, Evandro Gaúcho, Juliana, Luana, Rodrigo, Saulo, Carlos, Cláudia e Dona Eva pela amizade e ótimo convívio nestes anos de doutorado.

Aos colegas e amigos de curso: Gregori, Juan, Fabiana, André, Gislei, Ênio e Rogério, pela amizade e incentivo.

À amiga e secretária da pós-graduação, Solizéte, pela amabilidade e presteza durante todo o curso de doutorado.

À Profa. Eliane Stacciarini por ter-me ensinado os caminhos da ciência ainda durante meu curso de graduação em Agronomia.

Ao amigo e irmão Adriano e sua esposa Cynthia pela amizade, incentivo e constante preocupação.

Ao administrador da Empresa Datterra, Leopoldo Santanna pelo apoio, amizade e convívio que me proporcionou um grande aprendizado sobre a cultura cafeeira.

À Universidade Católica de Goiás pela oportunidade de realização do curso de doutorado através do apoio financeiro.

A todos aqueles que contribuíram de alguma forma para a realização deste trabalho.

Terminado o jogo, rei e peão voltam para a mesma caixa.

**Provérbio italiano.**

## SUMÁRIO

RESUMO.....	8
ABSTRACT.....	9
1 INTRODUÇÃO.....	14
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	18
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	23
3.1 Material vegetal e condições de crescimento.....	23
3.2 Caracterização anatômica dos órgãos de armazenamento de amido no cafeeiro.....	24
3.3 Acompanhamento da variação de amido em tecidos de armazenamento em diferentes fases fenológicas do cafeeiro.....	25
3.4 Detecção histoquímica de amido em ramos plagiotrópicos durante o desenvolvimento reprodutivo.....	26
3.5 Relação entre a quantidade de frutos e o acúmulo de amido nos ramos plagiotrópicos.....	26
3.6 Quantificação do teor de amido em ramos com presença ou ausência de gemas florais.....	27
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	29
4.1 Órgãos e tecidos de armazenamento de reservas de amido em <i>Coffea arabica</i> .....	29
4.2 Variação de amido em tecidos de armazenamento em razão da fenologia do cafeeiro.....	35
4.3 Detecção de amido em ramos plagiotrópicos em época anterior a fase reprodutiva.....	47
4.4 Relação entre a quantidade de frutos e o acúmulo de amido nos ramos plagiotrópicos de <i>C. arabica</i> .....	53
4.5 Relação entre o teor de amido em ramos plagiotrópicos na presença de gemas florais.....	56

5 CONCLUSÕES.....	63
REFERÊNCIAS.....	64

## RESUMO

### **Variação sazonal de amido em tecidos de reserva do cafeeiro arábica na fase reprodutiva**

O café é a mais importante mercadoria no comércio agrícola internacional, representando uma significativa fonte de renda para diversos países, incluindo o Brasil. A formação de gemas florais é um importante processo fisiológico em plantas superiores e o período de florescimento é influenciado pelas condições ambientais. Em *Coffea arabica* L. estudos tem demonstrado que os tecidos dos ramos e do caule são locais de armazenamento de carboidratos de reserva. Entretanto, muito pouco é conhecido sobre a relação existente entre o acúmulo de amido nos tecidos de reserva e o desenvolvimento reprodutivo nesta espécie. O objetivo deste presente estudo foi investigar a variação sazonal do amido nos tecidos de armazenamento de *Coffea arabica* L cultivar Catuaí vermelho e a relação com a iniciação e desenvolvimento de gemas florais. Este trabalho foi conduzido em condições de campo, utilizando plantas adultas crescendo na Fazenda Areão, o centro experimental da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”-ESALQ. Ramos laterais (plagiotrópicos), caule principal e raízes laterais foram coletados para determinar os locais de armazenamento nas plantas, bem como para caracterizar a variação sazonal de amido em diferentes estágios fenológicos da planta. Lâminas de secções transversais foram preparadas e então submetidas às observações histológicas. Ramos plagiotrópicos que apresentaram gemas florais e ramos sem gemas foram igualmente analisados para determinar a presença ou ausência de amido nos tecidos. Adicionalmente, o amido foi quantificado em tais ramos para determinar a relação entre o nível de carboidratos e o desenvolvimento de gemas. Os resultados indicaram que os ramos laterais, caule principal e raízes são potencialmente locais de armazenamento de reserva. As gemas florais foram observadas em ramos contendo amido acumulado nos tecidos, sugerindo que o desenvolvimento de gemas no cafeeiro arábico é influenciado pela presença deste polissacarídeo. A concentração média de amido nos ramos contendo gemas foi de 42,85 mg.g<sup>-1</sup> de matéria seca ou de 9,10 mg.g<sup>-1</sup> para ramos sem gemas, indicando a influência dos carboidratos de reserva sobre o ciclo reprodutivo em *Coffea arabica*. Ramos contendo poucos frutos demonstraram amido nos tecidos de armazenamento e botões florais desenvolvidos, em oposição aos ramos com muitos frutos, mostrando uma clara relação entre tecidos fonte-dreno e a fase reprodutiva no cafeeiro.

**Palavras-chaves:** *Coffea arabica*; Amido; Desenvolvimento reprodutivo; Variação sazonal; Tecidos de reserva

## ABSTRACT

### Seasonal variation of starch in reserve tissues of arabica coffee in the reproductive stage

Coffee is the most important commodity in the international agricultural trade, representing a significant source of income to several countries, including Brazil. Flower bud formation is one important physiological process for higher plants, and flowering time is influenced by environmental conditions. In *Coffea arabica* L. studies have demonstrated that tissues of branches and stems are storage sites for reserve carbohydrates. However, little is known about the relationship between starch accumulation and reproductive development in coffee species. The general objective of the current study was to investigate the seasonal variation of starch in the storage tissues of *Coffea arabica* L. cultivar Red Catuaí and its relation with flower bud initiation and development. This work was carried out in field conditions, using adult plants growing in Areão Farm, the experimental center of Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”-ESALQ. Biological samples of plagiotropic branches, main stem, and lateral roots were collected to determinate the storage sites in plant as well as to characterized the seasonal variations of starch in the different phenological stages of plants. Slides of transversal sections of samples were prepared for histological observation. Plagiotropic branches that showed floral buds and branches without buds were even analyzed to determine the presence or absence of starch in tissues. Additionally, starch was quantified in branches to determinate the relation between carbohydrate concentration and bud development. The results indicated that lateral branches, main stem, and roots were potentially reserves sites. The flower buds were only observed in those branches with higher concentrations of starch, as showed by histological preps. This observation suggested that floral bud development in arabica coffe is influenced by the presence of starch reserve. The mean concentration of starch was 42,85 mg.g<sup>-1</sup> or 9,10 mg.g<sup>-1</sup> dry weight in branches possessing floral buds was to branches without floral buds, respectively. Branches having few fruits showed starch in storage tissues and larger floral buds, opposed to branches with several fruits, showing a clear relationship between source-sink and reproductive phase in coffee plants.

**Keywords:** *Coffea Arabica*; Starch; Reproductive development; Seasonal variation; Reserve tissues

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Precipitação pluvial média mensal (linha vermelha) e temperatura média mensal (linha azul), no período de janeiro a dezembro de 2006 no município de Piracicaba ..... 24
- Figura 2 - Secções transversais do caule principal (ortotrópico) de *C. arabica* L. cv. Catuaí feitas em agosto de 2005. A - região mediana do caule com a medula e início do desenvolvimento secundário (xilema e floema secundários) e início da formação de periderme (pr - seta branca). B - região mediana mostrando o acúmulo de amido na medula, nos raios do xilema secundário e floema secundário (setas pretas). C - grãos-de-amido armazenados no parênquima da medula (seta). D - xilema e floema secundário com amido acumulado nos raios parenquimáticos (setas). md = medula; xs = xilema secundário; fl = floema secundário; pr = periderme. Barras 1mm (A, B, D); 50  $\mu$ m (C)..... 30
- Figura 3 - Secções transversais de ramos plagiotrópicos de *C. arabica* L. cv. Catuaí feitas em agosto de 2005. A - região mediana do ramo mostrando a medula e o início do desenvolvimento secundário (xilema e floema secundários). B - região dos tecidos vasculares mostrando o desenvolvimento secundário e o acúmulo de amido na medula, nos raios do xilema secundário e floema secundário, demonstrando a estrutura lenhosa do ramo. C - visão dos tecidos vasculares no início do desenvolvimento secundário (seta branca - um dos elementos de vaso do xilema). D - xilema secundário com amido acumulado nos raios parenquimáticos (região escura), evidenciando os elementos condutores do xilema (seta). md = medula; xs = xilema secundário; fl = floema secundário; pr = periderme. Barras 1mm (A, B); 200 $\mu$ m (C); 50  $\mu$ m (D)..... 32
- Figura 4 - Secções transversais de raízes de *C. arabica* L. cv. Catuaí feitas em agosto de 2005. A - aspecto geral da raiz demonstrando o desenvolvimento secundário (xilema e floema secundários). B - região dos tecidos vasculares mostrando o acúmulo de amido na medula, nos raios do xilema secundário (seta branca) e floema secundário (seta preta). C - região da medula com acúmulo de amido. D - xilema secundário da raiz com amido acumulado nos raios parenquimáticos (região escura), evidenciando os elementos condutores do xilema (seta). md = medula; xs = xilema secundário; fl = floema secundário; pr = periderme. Barras 1mm (A, B); 200 $\mu$ m (C); 50  $\mu$ m (D)..... 34

- Figura 5 - Secções transversais de ramos plagiotrópicos de *Coffea arabica* L. cv. Catuaí. A, B e C - ramos coletados nos meses de janeiro, fevereiro e março de 2006 (ano de alta produção), em que evidencia ausência de amido na medula e estrutura secundária dos tecidos vasculares. D - ramo coletado em abril de 2006, com início de acúmulo de amido nos raios do xilema e floema e na medula (setas). E - presença de amido na medula e parênquima xilemático, com preenchimento parcial dos tecidos de ramos coletados em maio de 2006. F - ramo coletado em junho de 2006, com o amido armazenado na região central (medula) e nos tecidos secundários. Barras 1mm (C, D, F); 200 $\mu$ m (A, B e E)..... 37
- Figura 6 - Secções transversais de ramos plagiotrópicos de *Coffea arabica* L. cv. Catuaí. A, B e C - ramos coletados nos meses de julho, agosto e setembro de 2006, com evidência de quantidade abundante de amido na medula e estrutura secundária dos tecidos vasculares. D - ramo coletado em outubro de 2006, com início da degradação de amido na medula e redução nos raios do xilema e floema (setas). E - redução parcial do amido armazenado na medula e tecidos secundários do sistema vascular de ramos coletados em novembro de 2006. F - ramo coletado em dezembro de 2006, evidencia o armazenamento de amido nos tecidos de reserva, que indica a ocorrência de acúmulo nesse período. Barras 1mm (A, C, D, E e F); 300 $\mu$ m (B)..... 40
- Figura 7 - Secções transversais do caule (ramo ortotrópico) de *Coffea arabica* L. cv. Catuaí. A - região central do caule principal coletado em janeiro de 2006, com redução do amido nos tecidos armazenadores. B - caule coletado em março de 2006, com amido na medula e tecidos do xilema (preenchimento parcial da região). C - medula do caule preenchida com amido em abril de 2006, tecidos do xilema parcialmente preenchidos. D - região central do caule coletado em outubro de 2006, com redução do amido contido na medula e tecidos vasculares. E - ausência de amido na medula e parênquima xilemático em amostras coletadas em novembro. F - caule coletado em dezembro de 2006, evidencia amido armazenado parcialmente na região central (medula) da estrutura. Barras 1mm (B, D e F); 200 $\mu$ m (A e C); 100 $\mu$ m (E)..... 44
- Figura 8 - Secções transversais de raízes laterais de *Coffea arabica* L. cv. Catuaí. A - região central da raiz coletada em janeiro de 2006, com presença de amido nos raios xilemáticos (linhas escuras) e na medula. B - raiz coletada em março de 2006, com amido na medula e tecidos do xilema, mostrando a abundância de amido na região. C e D - parte central da raiz e raios xilemáticos com amido nos meses de maio e agosto de 2006. E - Ausência de amido na medula e parênquima xilemático em amostras coletadas em outubro. F - raiz coletada em dezembro de 2006, em que há, novamente, presença de amido nos tecidos de reserva. Barras 1mm (C, D e F); 300 $\mu$ m (A); 100 $\mu$ m (B e E)..... 46
- Figura 9 - Secções transversais de ramos plagiotrópicos de *Coffea arabica* L. cv. Catuaí. A - ramo coletado em maio de 2006 com presença de gemas florais desenvolvidas e pequena quantidade de frutos. B - ramo coletado em maio de 2006 sem gemas florais desenvolvidas e com grande quantidade de frutos..... 55

- Figura 10 - Média do teor de amido em miligramas por grama de matéria seca de ramos plagiotrópicos de *Coffea arabica* L cv. Catuaí contendo gemas florais desenvolvidas (A) e sem a presença de gemas (B). As amostras analisadas foram coletadas em julho de 2006. Barras verticais indicam o desvio padrão das amostras..... 57
- Figura 11 - Ramo plagiotrópico de *C. arabica* cv Catuaí com a presença de frutos e emissão de flores em abril de 2006..... 60

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1-Número de ramos plagiotrópicos com e sem gemas reprodutivas que apresentaram presença ou ausência de amido pelo teste qualitativo histoquímico.....	48
Tabela 2 - Média da razão (RFV) entre a matéria seca de frutos e parte vegetativa (caule e folhas) de ramos plagiotrópicos de <i>Coffea arabica</i> L. cv. Catuai com e sem gemas florais submetidos ao teste histoquímico para detecção de amido.....	54

## 1 INTRODUÇÃO

A espécie *Coffea arabica* L. tem grande importância econômica para várias regiões no mundo, especialmente nas Américas, uma vez que a movimentação anual é da ordem de bilhões de dólares. O Brasil é o maior produtor mundial de café, com aproximadamente 30% do mercado e, também, o segundo consumidor, depois dos Estados Unidos. Estimativas indicam que o mercado interno consumirá, em média, 21 milhões de sacas por volta de 2010, o que transformaria o país no maior consumidor (BRESSANI, 2007).

O conhecimento sobre a biologia da espécie e principalmente dos fatores relacionados ao desenvolvimento reprodutivo da planta são imprescindíveis para a obtenção de um produto de qualidade. Este fato é relevante, pois os consumidores estão cada vez mais exigentes em relação à qualidade do produto (VIEIRA; CARVALHO, 2000).

Durante a fase reprodutiva do cafeeiro, no período entre a iniciação da gema floral até a maturação do fruto, existem diversas fases fenológicas, em que numa delas ocorre um período de dormência - fase de botão floral, quando as células mãe dos grãos de pólen estão completamente formadas. Essa fase de dormência é associada a um período de seca, que se dá, aparentemente, para que se completem fenômenos fisiológicos que tornam os botões prontos para a antese (RENA; BARROS; MAESTRI, 2001). Esse período de estresse hídrico é considerado essencial à quebra de dormência das gemas florais (ASTEGIANO; MAESTRI; ESTEVÃO, 1988). Ao atingir este estágio crítico, após as primeiras chuvas, o crescimento é retomado até a floração plena, que na ausência da fase de dormência, haveria aborto e desenvolvimento anormal das flores (PAGACZ, 1959 apud RENA; BARROS; MAESTRI, 2001).

A dormência do botão floral constitui, aparentemente, uma estratégia utilizada pelas plantas para obter floradas mais uniformes, com ganhos ecológicos, pois a sincronização da floração pode proteger as estruturas sexuais (CARR, 2001). Entretanto, florada uniforme como descrita pelo autor, na prática, não se verifica, uma

vez que a regra é várias florações e, em conseqüência, maturação desigual, até mesmo para uma determinada florada. Em decorrência dessa característica, o cafeeiro apresenta, na fase de maturação, frutos em diferentes estágios (verde, verde cana, cereja, passa e seco) e com diferentes teores de umidade (PIMENTA, 2003).

O conhecimento dos fatores que induzem a passagem do estágio vegetativo para o reprodutivo, auxiliaria na ocorrência de floradas mais uniformes, seja pelo uso de reguladores vegetais ou por meio de cultivares obtidas mediante melhoramento genético. Ressalta-se que o número de florações depende da variabilidade genética e das condições climáticas (RENA; MAESTRI, 1987), bem como do manejo da cultura, por exemplo, pelo uso da irrigação, como tem sido estudada com a finalidade de uniformizar o florescimento.

O crescimento reprodutivo do cafeeiro pode ser dividido em duas fases, com um período variável de dormência entre elas. A primeira fase pode durar até seis meses, sendo responsável pela diferenciação do primórdio floral e a segunda caracterizada pela expansão floral, que culmina com a abertura das flores sob determinadas condições ambientais (RENA; MAESTRI, 2000).

Apesar da grande importância desta cultura, pouco se sabe sobre os mecanismos fisiológicos relacionados com a floração do cafeeiro, pois nas revisões sobre o desenvolvimento reprodutivo são mencionados tanto os fatores climáticos quanto àqueles relativos à planta, como indutores da diferenciação das gemas florais e do florescimento. Em relação ao ambiente destaca-se o suprimento de água (MOENS, 1962), a temperatura atmosférica (WORMER; GITUANJA, 1970; DRINNAN; MENZEL, 1995), níveis de irradiância (CASTILHO; LOPES, 1966) e o fotoperíodo (FRANCO, 1940). O cafeeiro é considerado uma planta de dias curtos, com fotoperíodo crítico ao redor de 13-14 horas (PIRINGER; BORTHWICK, 1955), que estaria induzida a florescer abaixo desse valor. Para Alvim (1977), nas regiões equatoriais o cafeeiro permaneceria continuamente induzido, razão porque para o autor o florescimento seria regulado pelo ciclo anual das chuvas. Entretanto, segundo Malavolta (2000), existem vários trabalhos contraditórios em relação à necessidade de deficiência hídrica aliada ao fotoperíodo, para que haja o pleno florescimento da espécie. Dos fatores ligados à planta tem-se a

relação entre carbono e nitrogênio (C/N), interações hormonais e outros (RENA; MAESTRI, 1986, 1987). Ainda em relação à planta, o florescimento também depende dos ciclos de deficiência interna de água, que levaria a quebra da dormência das gemas reprodutivas. Em conformidade com os resultados publicados na literatura, vários autores observaram que potencial de água nas folhas que desencadearia a floração em resposta a irrigação variam de -0,8 MPa (CRISOSTO; GRANTZ; MEINZER, 1992) a -1,2 MPa (MAGALHÃES; ANGELOCCI, 1976) até -2,65 MPa (SCHUCH; FUCHIGAMI; NAGAO, 1992).

Em geral, não tem sido ressaltado o papel do acúmulo de carboidratos sobre o processo de indução floral, embora para muitas espécies as flutuações nos níveis de carboidratos de reserva refletem as variações no desenvolvimento fenológico das plantas, relacionados ao crescimento vegetativo e também ao reprodutivo, cuja compreensão auxiliaria no manejo adequado de muitas espécies (KOZLOWSKI, 1992; BLUM, 1996; LARCHER, 2000).

A grande importância do conteúdo energético que os ramos devem possuir para o pleno florescimento e o desenvolvimento de frutos se deve ao aborto de flores e frutos que está diretamente relacionado ao teor de substâncias acumuladas nos ramos de diferentes espécies (FENNER, 1985). Os frutos em desenvolvimento são drenos prioritários da fonte de assimilados - as folhas, os quais podem utilizar as reservas de amido do lenho e da folha ao mesmo tempo. Existe alta correlação entre a quantidade de amido nas folhas durante o florescimento e o crescimento inicial do fruto, com influência direta no rendimento do cafeeiro (MALAVOLTA, 2000). Chaves Filho (2007) menciona a importância do acúmulo de carboidratos de reserva para o florescimento do cafeeiro, e ressalta como um dos principais fatores para o desenvolvimento dos botões florais.

Existem indicativos de que os ramos plagiotrópicos e também as raízes do cafeeiro sejam potenciais órgãos armazenadores de carboidratos de reserva (CARVALHO, 1985). Entretanto, a relação entre as flutuações observadas nos locais de armazenamento e sua importância sobre o ciclo fenológico de *C. arabica* raramente são

encontradas na literatura, principalmente no que se refere à fase de produção de flores e frutos.

Em plantas lenhosas os carboidratos de reserva podem ser armazenados em diversos locais: gemas, folhas, ramos, caule e raízes (KOZLOWSKI, 1992). Os carboidratos armazenados nesses tecidos são importantes fontes de energia e de compostos metabólicos que podem ser utilizados durante o desenvolvimento da planta, principalmente nas fases que exigem um rápido crescimento vegetativo e reprodutivo. O teor de carboidratos não estruturais nas plantas, controla processos como o crescimento de folhas, caule e raiz; atividade cambial; desenvolvimento reprodutivo; sistema de defesa contra patógenos e herbívoros, além de muitos outros (KOZLOWSKI, 1992). Em *Arabidopsis thaliana*, Corbesier; Lejeune e Bernier (1998) relataram que o teor de carboidratos exerceu efeito sobre a indução do florescimento, o que demonstra que a fase reprodutiva nessa espécie é influenciada pelo nível energético da planta. Porém, para espécies cultivadas como *Coffea arabica* L., essas informações ainda são muito incipientes.

Esta pesquisa foi realizada com objetivo de investigar a variação sazonal do amido presente nos tecidos de reserva do cafeeiro arábica (*Coffea arabica* L.) e sua relação com o desenvolvimento reprodutivo.

## 2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

O cafeeiro (*Coffea arabica* L.) é uma planta tropical de altitude, adaptada ao clima úmido de temperatura amena, condição que prevalece nos altiplanos do sudeste da Etiópia entre altitudes de 1000 e 2000 metros, considerada como de origem do café. A espécie foi introduzida no Brasil em 1727 pelo capitão Mor da Capitania do Pará, de onde migrou para os Estados do Rio de Janeiro, Espírito Santo, Minas Gerais, São Paulo e Paraná. As grandes lavouras formaram-se inicialmente com sementes da espécie *Coffea arabica* L. cultivar Typica, derivada em grande parte, da primeira introdução do café que se fez no Brasil (MOTTA FILHO, 1981; ECCARDI; SANDALJ, 2003).

A partir da década de 1970, a cafeicultura deslocou das regiões produtoras tradicionais (São Paulo e Paraná) para os Estados de Minas Gerais, Espírito Santo, Bahia e Rondônia. Mais recentemente estas transferências vêm-se realizando para algumas microrregiões do Cerrado, onde o microclima, a altitude e a topografia apresentam condições favoráveis ao seu desenvolvimento. A importância da cafeicultura na economia brasileira pode ser avaliada pelo fato de abastecer o mercado interno e contribuir com percentual significativo das exportações, cujo movimento é da ordem de bilhões de reais por ano e gera no país milhões de empregos (PEREIRA; SAMPAIO; AGUIAR, 1999).

Botanicamente a espécie *Coffea arabica* L. pertence à família Rubiaceae (SOUZA; LORENZI, 2005), que inclui mais de 6000 espécies, sendo a maioria delas arbustos tropicais. Desenvolve-se bem entre os trópicos de Câncer e Capricórnio, dependendo da altitude e temperatura. Do ponto de vista econômico existem duas espécies importantes *Coffea arabica* L e *Coffea canephora* Pierre.

Os primeiros botões florais do cafeeiro aparecem no terceiro ano de idade, enquanto a floração atinge o auge depois de quatro ou cinco anos (ECCARDI; SANDALJ, 2003). A florada do café em condições naturais é provocada pelas primeiras

chuvas da estação, após um período de seca. Chuvas e queda abrupta de temperatura estão geralmente associadas nas regiões tropicais, e consiste, aparentemente, no sinal externo primário que desencadeia a antese, a qual pode ser devido à umidade, a temperatura ou a interação entre ambas (RENA; MAESTRI, 1987).

O cafeeiro é uma planta que leva, em média, dois anos para completar seu ciclo fenológico, cuja característica é a alternância entre o processo vegetativo e o reprodutivo (CAMARGO; CAMARGO, 2001). Esse comportamento juntamente com o fato das partes dos ramos que produziram não possuir gemas em quantidade suficiente para uma frutificação significativa, respondem pela bienalidade da produção de grãos. A bienalidade está relacionada com a distribuição e utilização dos fotoassimilados, em que após uma safra elevada concorre para uma baixa formação de tecidos vegetativos. Assim, a produção de uma determinada lavoura é função direta da relação fonte-dreno de recursos provenientes do processo fotossintético. Na planta, os produtos assimilados nos sítios de produção (tecidos fotossinteticamente ativos, “fontes”) são transportados continuamente para outros locais, onde serão consumidos ou estocados (zonas de crescimento, sementes, frutos e tecidos de armazenamento, “drenos”). O sentido de translocação segue o gradiente de concentração entre os centros que necessitam de assimilados e os centros de síntese ou de mobilização de assimilados. As folhas totalmente desenvolvidas suprem preferencialmente os centros consumidores, os quais exercem grande atração. Em plantas cultivadas produtoras de grãos, as folhas mais próximas ao solo abastecem o sistema radicular e as mais próximas ao ápice suprem os meristemas da parte aérea e, sobretudo, as flores e os frutos em amadurecimento (LARCHER, 2000).

O crescimento das plantas segue um ritmo anual, em consequência dos períodos estacionais, com papel importante no ciclo de vida vegetal, que se relaciona principalmente com os processos fisiológicos definidos evolutivamente (COLL et al., 2001). Assim, durante a floração ocorre uma redução no desenvolvimento vegetativo e que muitas vezes pode cessar por completo durante a fase de frutificação.

O estágio reprodutivo é de grande importância para qualquer planta, pois em uma visão mais ampla, significa a perpetuação da espécie por meio da produção de

sementes. Dessa maneira, o desenvolvimento adequado de estruturas reprodutivas proporciona a planta maior probabilidade de sobrevivência ao longo do tempo.

As flores são modificações foliares, que são induzidas por fatores do ambiente e que juntamente com as características específicas da espécie conduzem à formação de estruturas reprodutivas que, potencialmente, originarão os frutos do cafeeiro. Como a frutificação depende de uma floração adequada, conhecer os fatores envolvidos no processo de indução e desenvolvimento das estruturas reprodutivas é de fundamental importância para a obtenção de maiores produtividades.

Em sua revisão sobre o desenvolvimento reprodutivo do cafeeiro, Rena; Barros e Maestri (2001) mencionam a grande importância dos fatores como a água, luz, temperatura e relações hormonais sobre o desenvolvimento dos botões florais em *C. arabica*. Entretanto, nenhuma referência é feita à influência do acúmulo de carboidratos sobre o desenvolvimento reprodutivo desta importante espécie.

O carboidrato de reserva mais abundante nas traqueófitas é o amido, sendo um homopolissacarídeo constituído por moléculas de glicose. É um polissacarídeo não redutor, insolúvel em água fria, sendo composto por amilose (fração solúvel em butanol) e por amilopectina (fração insolúvel em butanol) (MELO et al., 1998). A amilopectina por ser o maior componente no amido foliar, é uma grande molécula com uma estrutura ramificada, responsável pela forma granular natural do amido e a amilose uma molécula menor, essencialmente linear e sintetizada dentro de uma matriz formada pela amilopectina (BULEÓN et al. 1998).

Em todas as plantas superiores, o amido é sintetizado no interior dos plastídios, cuja função dependerá do tipo particular de plastídio e também do tecido vegetal do qual foi derivado (TETLOW; MOREL; EMES, 2004). O amido sintetizado nas folhas é considerado temporário, pois é produzido durante o dia e degradado a noite para fornecer carbono ao metabolismo dos tecidos não fotossintetizantes. Já o amido produzido em tecidos de reserva, atua como um estoque de carbono que em algum momento poderá ser utilizado, em resposta a ação do ambiente. Assim, em uma planta existe a distinção entre órgãos de acúmulo de reservas e órgãos de armazenamento de reserva (CHAPIN; SCHULZE; MOONEY, 1990).

Alguns autores relataram que o conteúdo de amido em uma planta pode variar em resposta às condições ambientais de diversas maneiras (ZEEMAN; SMITH; SMITH, 2004). O estresse hídrico pode limitar o fornecimento de carbono para a síntese de amido, que afetaria também a translocação de carboidratos; sob condição de dias longos aumenta a taxa de degradação do amido comparado a dias curtos; os danos causados pelo frio podem levar a uma acumulação de amido em folhas mais velhas; enquanto a tolerância ao frio, em diversas espécies, está diretamente relacionada à quebra do amido, com aumento do teor de carboidratos solúveis. Com isso, reduz o potencial osmótico dos tecidos e diminui o ponto de congelamento da água intersticial.

O nível de carboidratos não estruturais nas plantas, controla processos como o crescimento de folhas, caule e raiz; atividade cambial; desenvolvimento reprodutivo; sistema de defesa contra patógenos e herbívoros, além de muitos outros (KOZLOWSKI, 1992). Porém, para espécies cultivadas como *Coffea arabica* L., essas informações ainda são muito incipientes.

No cafeeiro os tecidos do caule são potenciais locais de reserva de amido, podendo inclusive ser adotado como índice de rendimento, pois alguns autores relacionaram o baixo rendimento da cultura com teores reduzidos de amido no período de florescimento e crescimento inicial dos frutos (RENA; MAESTRI, 1986). Entretanto, Carvalho (1985) afirma que o teor de amido na folha ou no caule não foi, em seu trabalho, um bom parâmetro para avaliar o vigor do cafeeiro, sendo mais importante a fotossíntese corrente.

Apesar da grande importância desse carboidrato de reserva e do grande número de efeitos fisiológicos promovidos, são escassos, na literatura, os trabalhos que relatam a influência do amido sobre o desenvolvimento vegetativo e reprodutivo do cafeeiro. Doorn e Meeteren (2003) entendem, com base em sua revisão, que a própria antese na grande maioria das plantas é diretamente influenciada pelo teor de amido presente no botão floral. Esta informação corrobora os resultados dos trabalhos de Croope (1969) e Donato (1969), onde foi verificado um aumento na quantidade desse polissacarídeo nas corolas do cafeeiro até o momento da antese, observando posteriormente a degradação seguida de uma elevação no teor de açúcares solúveis.

Em plantas lenhosas os carboidratos de reserva podem ser armazenados em diversos locais: gemas, folhas, ramos, caule e raízes (KOZLOWSKI, 1992). Os carboidratos armazenados nesses tecidos são importantes fontes de energia e de compostos metabólicos que são utilizados durante o desenvolvimento da planta, principalmente em períodos que exigem um rápido crescimento vegetativo e reprodutivo. O crescimento da planta como um todo, em termos de aumento de volume, de massa, de dimensões lineares, de unidades estruturais, é função do que a planta armazena e do que produz em termos de matéria estrutural (BENINCASA, 2003). A variação sazonal dos teores de amido nos tecidos vegetais, depende de vários fatores como: porte da planta, tipo ecológico, condições climáticas, época do ano, entre outros fatores (LARCHER, 2000).

Muitos aspectos da fisiologia do cafeeiro apresentados na literatura são contraditórios, outros são ainda obscuros, o que demanda um maior número de pesquisas para a sua elucidação (CHAVES FILHO, 2007). Assim, o estudo das relações entre os eventos ligados à mobilização de compostos de reserva, contribui para a compreensão do desenvolvimento fenológico de uma determinada espécie frente aos fatores ambientais atuantes, podendo aumentar a eficiência do manejo e o uso dos recursos de produção.

Assim, a relevância do presente trabalho se deve a meta de caracterizar o acúmulo e a mobilização de amido nas diferentes fases fenológicas do cafeeiro e também sobre a relação existente entre a presença do carboidrato de reserva nos tecidos armazenadores com o desenvolvimento reprodutivo dessa planta, devido a escassez de informações na literatura científica. Esses conhecimentos básicos são importantes por auxiliar a compreensão do desenvolvimento da cultura e contribuir para o manejo racional dessa importante espécie (*Coffea arabica* L.).

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 Material vegetal e condições de crescimento

Nesse trabalho foram utilizadas plantas de *Coffea arabica* L. cultivar Catuaí Vermelho IAC-144 com 5 anos, de um cafezal localizado na Fazenda Areão, da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, no município de Piracicaba, SP. A área está localizada a 22° 42`S de latitude, 47° 38`W de longitude e 580 m de altitude. O clima da região é do tipo Cwah – tropical de altitude com estiagem no inverno, segundo a classificação de Koppen.

O cafeeiro conduzido a pleno sol foi instalado com espaçamento de 1,75 m entre linhas e 0,75 m entre plantas, com uma população de, aproximadamente, 7.600 plantas por hectare, em solo classificado como Nitossolo Vermelho eutroférico, horizonte A moderado, textura argilosa e declividade média de 10% (VIDAL-TORRADO; SPAROVEK, 1993).

A adubação de produção do cafezal foi feita com base na produtividade esperada de 3.000 kg ha<sup>-1</sup> (RAIJ et al., 1996), para o qual se aplicou 350 kg ha<sup>-1</sup> de N e de K<sub>2</sub>O parcelados em quatro vezes durante a estação chuvosa, de setembro (2005) a janeiro (2006), por meio da fórmula 20:05:20. Para atender a demanda de fósforo foi aplicado em uma única vez, no início de setembro, 80 kg ha<sup>-1</sup> de P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> pelo uso de superfosfato simples.

Os dados referentes à precipitação pluvial média e da temperatura média mensal para o ano de 2006 foram obtidos de estação meteorológica automática presente próximo da área experimental (Figura 1).

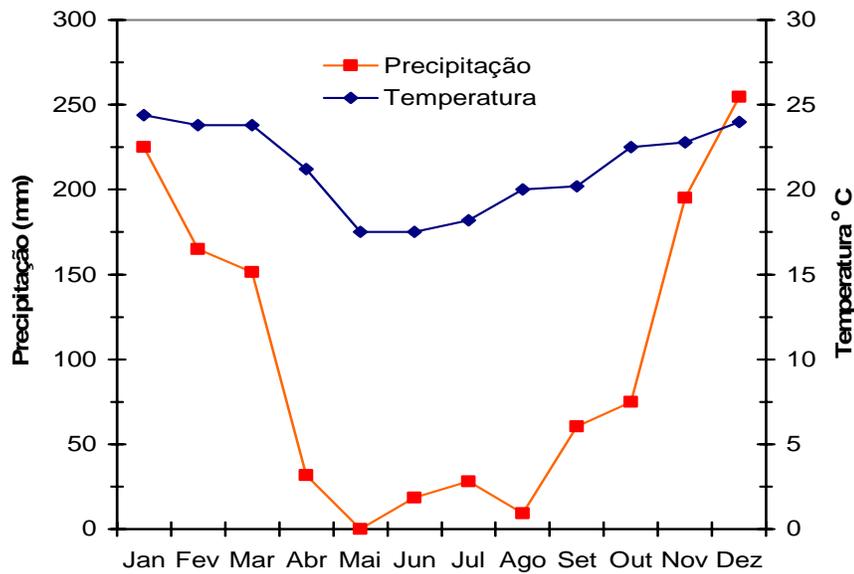


Figura 1 - Precipitação pluvial média mensal (linha vermelha) e temperatura média mensal (linha azul), no período de janeiro a dezembro de 2006 no município de Piracicaba

### 3.2 Caracterização anatômica dos órgãos de armazenamento de amido no cafeeiro

Para caracterizar e descrever os órgãos armazenadores de amido foi coletado amostras de ramos plagiotrópicos, da parte apical (20 cm) do caule principal (ramo ortotrópico), e parte do sistema radicular lateral localizado até 40 cm de profundidade. Nesse estudo não foram coletadas folhas em razão das mesmas serem consideradas órgãos de acúmulo temporário e não de reserva de acordo com Chapin; Schulze e Mooney (1990). As estruturas vegetativas foram fragmentadas, devidamente identificadas e acondicionadas em recipientes plásticos de 200 mL, contendo solução conservante F.A.A. A solução conservante foi elaborada segundo metodologia descrita por Kraus e Arduin (1997).

As coletas foram realizadas em agosto de 2005, sendo utilizadas cinco plantas que foram manipuladas no local e colocadas imediatamente nos recipientes com a solução conservante até a realização dos testes histoquímicos e observações anatômicas.

A caracterização anatômica e a detecção do amido nas amostras coletadas foram realizadas no Laboratório de Biologia Vegetal do Departamento de Biologia da Universidade Católica de Goiás - UCG. Realizaram-se secções transversais dos tecidos à mão livre que passaram por um processo de reidratação e posterior clarificação com hipoclorito de sódio a  $50 \text{ g L}^{-1}$ . Os tecidos provenientes de ramos plagiotrópicos, caule principal e raiz foram submetidos à coloração com azul de metileno e safranina para descrição dos mesmos. Para a identificação e detecção de amido, utilizou-se solução de lugol a  $10 \text{ g L}^{-1}$ . O amido na presença de lugol apresenta coloração escura, por isso é facilmente detectado nos tecidos vegetais. Os tecidos seccionados foram adequadamente montados em lâmina, observados e fotografados em microscópio óptico, marca Zeiss, modelo Axiostar acoplado com câmera digital marca Canon DG-5.

### **3.3 Acompanhamento da variação de amido em tecidos de armazenamento em diferentes fases fenológicas do cafeeiro**

Para acompanhar as flutuações do conteúdo de amido presente nos tecidos de reserva de *C. arabica* cv. Catuaí Vermelho IAC 144 durante as diferentes fases fenológicas ao longo do ano, coletaram-se ramos plagiotrópicos, parte do caule principal e raízes. As amostragens foram feitas de janeiro a dezembro de 2006, utilizando-se três plantas no início de cada mês. As amostras de ramos plagiotrópicos foram sempre coletadas no terço médio de cada planta. As diferentes partes coletadas foram acondicionadas em recipientes contendo F.A.A. até a realização dos testes histoquímicos e observações anatômicas. Em ramos plagiotrópicos os cortes foram realizados na região basal do órgão e para o caule principal os cortes foram executados na região apical.

### **3.4 Detecção histoquímica de amido em ramos plagiotrópicos durante o desenvolvimento reprodutivo**

Em abril de 2006 foi observado em condições de campo, que para uma mesma planta, existiam ramos laterais que apresentavam gemas florais desenvolvidas e outros sem, aparentemente, essas estruturas. Os ramos que possuíam gemas florais estavam em sua maioria, localizados no terço superior e os que não tinham gemas desenvolvidas estavam principalmente nos terços médio e inferior.

Para detectar a presença ou ausência de amido durante o surgimento de gemas florais do cafeeiro, foram selecionadas 40 plantas. O critério adotado foi a presença visual ou ausência de gemas reprodutivas nos ramos, sendo que em cada uma das plantas foram coletados dois ramos plagiotrópicos, um com gemas reprodutivas e o outro sem essa estrutura visível. Os testes histoquímicos foram realizados nos dois grupos de ramos com e sem gemas, sendo que os ramos foram seccionados, montados em lâminas e submetidos à solução de lugol. Os ramos que apresentaram reação positiva para amido e aqueles com reação negativa foram contabilizados e os resultados submetidos ao teste estatístico não paramétrico do qui-quadrado.

### **3.5 Relação entre a quantidade de frutos e o acúmulo de amido nos ramos plagiotrópicos**

Para verificar a influência da quantidade de frutos presentes no ramo e acúmulo de amido nos tecidos de reserva coletaram-se quarenta ramos contendo diferentes quantidades de frutos. Os ramos coletados foram desidratados em estufa com circulação de ar a 75° C durante 48 horas, sendo submetidos à separação da porção vegetativa (caule e folhas) da porção reprodutiva (frutos) e, posteriormente, determinou-se a massa de matéria seca.

A razão entre frutos e a porção vegetativa (RFV) foi determinada em cada ramo pela divisão da massa de matéria seca de frutos pela massa de matéria seca de ramos e folhas. Em cada ramo coletado foi realizado o teste histoquímico com posterior

observação ao microscópio para verificar o acúmulo de amido. Todos os ramos foram coletados em maio de 2006.

### **3.6 Quantificação do teor de amido em ramos com presença ou ausência de gemas florais**

Para quantificar o amido presente nos ramos com e sem gemas florais foram coletados 15 amostras de cada grupo (com e sem gemas) em julho de 2006. Os ramos foram retirados do terço médio de 15 plantas escolhidas aleatoriamente em campo, cujo critério foi a presença de gemas visíveis nas axilas foliares ou a ausência das mesmas. Cada amostra foi considerada como sendo três ramos retirados da mesma planta, onde após identificação o material foi colocado em sacos de papel e submetido à desidratação em estufa.

Para a obtenção dos extratos foi utilizado o protocolo desenvolvido pelo Laboratório de Fisiologia Vegetal da Escola Superior de Engenheiros de Montes da Universidade Politécnica de Madrid-Espanha.

Para a efetuação das análises, o material vegetal permaneceu durante 48 horas em estufa com circulação de ar a 75° C e, posteriormente, foi moído em moinho de café até a obtenção de material com diâmetro inferior a 0,8 mm. A partir deste material foi realizado o processo de extração, onde foi utilizado 0,5 g de matéria seca, que para a retirada dos carboidratos solúveis foram realizadas três extrações com 50 mL de etanol 800 mL L<sup>-1</sup> a 80° C durante 30 minutos, e outras duas extrações com 10 mL de água durante 10 minutos. Após cada uma dessas extrações as amostras foram centrifugadas durante 10 minutos a 4.500 rpm, descartando-se o sobrenadante.

Para a dosagem do teor de amido nas amostras inicialmente realizou-se a solubilização deste polissacarídeo. Ao resíduo do processo de extração de carboidratos solúveis foi adicionado 15 mL de uma solução de ácido perclórico (350 mL L<sup>-1</sup>) que permaneceu em contato com o extrato durante 15 minutos. Após este período, o material foi centrifugado (1.000xg) durante trinta minutos, sendo lavado duas vezes, guardando-se o sobrenadante para as determinações de amido.

A quantificação dos teores de amido nas amostras foi baseada no método de antrona (PASSOS, 1996). De cada uma das amostras foram utilizados 0,5 mL da solução obtida, que foi colocada em tubo de ensaio juntamente com 2,5 mL de reativo de antrona. Após agitação, os tubos contendo essas amostras foram aquecidos à 100°C durante 10 minutos. Depois do aquecimento realizaram-se as leituras em espectrofotômetro ajustado para 620 nm. Todas as determinações colorimétricas foram feitas com três repetições.

Como padrão para a elaboração da reta de calibração das amostras foi utilizada solução de glicose com concentrações variando de 0 a 3 mM. Para a determinação do teor de amido nas amostras de ramos laterais do cafeeiro foi utilizado o fator de hidrólise 0,9 para fins de ajuste do cálculo. Os valores de concentração obtidos para as amostras foram convertidos para valores em miligramas de amido por grama de matéria seca.

## 4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1 Órgãos e tecidos de armazenamento de reservas de amido em *Coffea arabica*

A secção transversal da parte apical do caule do cafeeiro evidencia uma estrutura secundária com a presença de xilema e floema provenientes da atividade do câmbio vascular (Figura 2 - A). Observou-se, também, o início da atividade do flogênio, por se tratar de tecido localizado no ápice da planta, com a formação do revestimento secundário - a periderme. Essa é uma característica facilmente observada no caule do cafeeiro, onde aparece uma camada suberosa, bem como o crescimento em espessura. Segundo Sajo e Castro (2006), quando o câmbio entra em atividade produz, por divisões periclinais o xilema secundário para o interior e o floema secundário em direção à periferia, de maneira que por meio de divisões anticlinais o câmbio acompanha o crescimento do órgão em espessura.

No ápice do caule existe a presença de uma medula formada por tecidos do parênquima, que possui reserva de amido (Figura 2 - B, C). As células do parênquima são praticamente isodiamétricas com paredes celulares delgadas, cujo amido de reserva é formado em leucoplastos denominados amiloplastos, originado nos proplastídeos. Para Esau (1989) o amido de reserva ocorre no parênquima do córtex e da medula, nas células parenquimáticas dos tecidos vasculares, no parênquima de folhas crassas, nos rizomas, tubérculos, frutos, cotilédones e no endosperma de sementes.

O xilema e o floema secundário contribuem para o crescimento em espessura do vegetal. O xilema secundário é um tecido complexo formado por elementos condutores, células parenquimáticas, fibras e outros tipos celulares, organizados em sistema axial e radial (COSTA et al., 2006). Observa-se a presença de amido no parênquima radial do xilema secundário e também no parênquima do floema (Figura 2- B, D), assim como os elementos condutores do xilema (elementos de vaso), são abundantes nesse órgão (Figura 2 – A, B e D).

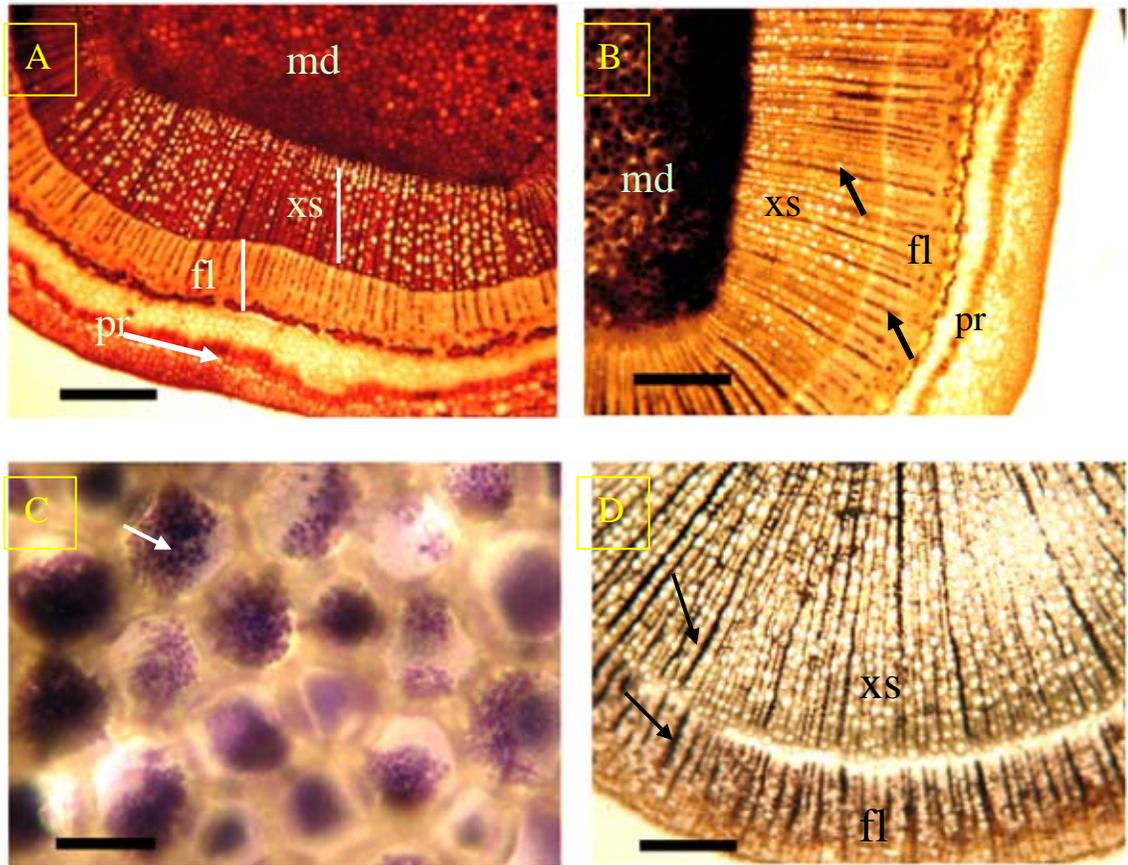


Figura 2 - Secções transversais do caule principal (ortotrópico) de *C. arabica* L. cv. Catuaí feitas em agosto de 2005. A - região mediana do caule com a medula e início do desenvolvimento secundário (xilema e floema secundários) e início da formação de periderme (pr - seta branca). B - região mediana mostrando o acúmulo de amido na medula, nos raios do xilema secundário e floema secundário (setas pretas). C - grãos-de-amido armazenados no parênquima da medula (seta). D - xilema e floema secundário com amido acumulado nos raios parenquimáticos (setas). md = medula; xs = xilema secundário; fl = floema secundário; pr = periderme. Barras 1mm (A, B, D); 50  $\mu$ m (C)

A descrição anatômica das estruturas dos ramos plagiotrópicos do cafeeiro arábica é bastante semelhante àquela feita para o ápice do caule. Os ramos apresentam crescimento secundário com formação de tecidos vasculares responsáveis pelo aumento em espessura (Figura 3 - A, C). A medula também se apresenta como um tecido potencial para o armazenamento de amido (Figura 3 - B), da mesma forma que o parênquima do xilema (Figura 3 - D) e do floema. O floema apresenta fibras na parte mais externa do tecido (Figura 3 - C), um espessamento das células pela presença de uma parede celular secundária, com diminuição do lume celular. Segundo Scatena e Scremin-Dias (2006) as fibras são células longas, de paredes secundárias grossas, geralmente lignificadas e com extremidades afiladas. Sua principal função é sustentar as partes do vegetal que não se alongam mais, onde algumas fibras podem conter protoplasto vivo e possuir até função de armazenamento de substâncias, como o amido, para suprir as células parenquimáticas, principalmente sob condições de estresse hídrico.

Do exposto, pode-se afirmar que tanto o caule quanto os ramos do cafeeiro constituem locais de síntese de substâncias de armazenamento, com evidencia de que os tecidos desses órgãos sejam, também, drenos forte de fotoassimilados. Além da exigência de material para a manutenção metabólica e estrutural o mesmo possui, adicionalmente, a função de reserva de carboidratos. Em determinadas épocas do ano, o acúmulo de amido nesses locais pode exercer alguma competição interna pela distribuição de compostos energéticos na planta, os quais seriam utilizados em processos como o crescimento vegetativo da planta.

A sacarose é usualmente a maior fonte de carbono para a síntese de amido nos tecidos de reserva. Ela é transportada das células das folhas, onde é formada, para as células dos tecidos armazenadores. A sacarose pode ser hidrolisada em sacarose e frutose ou convertida diretamente em ADP-glicose ou UDP-glicose e frutose pela via reversa da reação da sacarose sintase (COLL et al., 2001). Em todos os tecidos de plantas capazes de biossintetizar amido, a enzima Adenina 5` difosfato glicose pirofosforilase é responsável pela produção de ADP-glicose, precursor solúvel e substrato na produção de amido (TETLOW; MORELL; EMES, 2004).

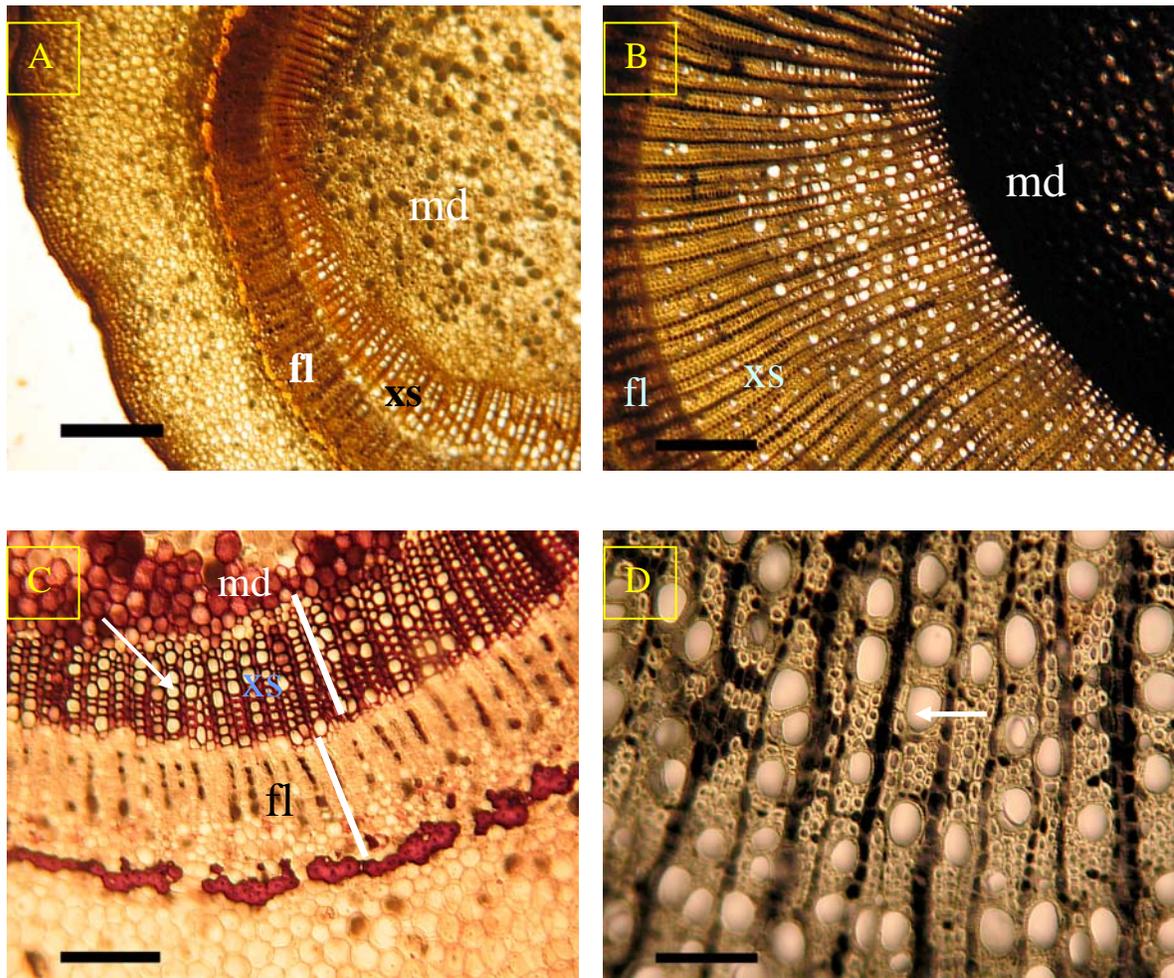


Figura 3 - Secções transversais de ramos plagiotrópicos de *C. arabica* L. cv. Catuaí feitas em agosto de 2005. A - região mediana do ramo mostrando a medula e o início do desenvolvimento secundário (xilema e floema secundários). B - região dos tecidos vasculares mostrando o desenvolvimento secundário e o acúmulo de amido na medula, nos raios do xilema secundário e floema secundário, demonstrando a estrutura lenhosa do ramo. C - visão dos tecidos vasculares no início do desenvolvimento secundário (seta branca - um dos elementos de vaso do xilema). D - xilema secundário com amido acumulado nos raios parenquimáticos (região escura), evidenciando os elementos condutores do xilema (seta). md = medula; xs = xilema secundário; fl = floema secundário; pr = periderme. Barras 1mm (A, B); 200 $\mu$ m (C); 50  $\mu$ m (D)

Os cortes transversais de raízes evidenciam que esses órgãos apresentam estrutura secundária (Figura 4 - A, B, C e D), da mesma forma que o caule principal e os ramos plagiotrópicos. Para Cutter (1987) as raízes das gimnospermas e da maioria das dicotiledôneas apresentam crescimento secundário, durante o qual o câmbio vascular se desenvolve e origina o xilema e o floema secundário, assim como se forma o felogênio, ou câmbio da casca, e produz a periderme.

A medula da raiz também tem a função de local de armazenamento de amido (Figura 4 - B, C), embora sua dimensão seja bastante reduzida em comparação com a medula da parte aérea do cafeeiro (caule e ramos). No parênquima radial pode-se observar a presença abundante de amido (Figura 4 - B, D), o que indica a função de reserva de carboidratos das raízes.

Assim, no cafeeiro o caule, ramos plagiotrópicos e raízes são locais com potencial capacidade de armazenamento, cujas reservas podem ser utilizadas pelas plantas em condições específicas de demanda de energia ou para suprimento de carbono em diferentes fases fenológicas que são requeridos. Para Kozlowski (1992), os carboidratos armazenados em espécies lenhosas são importantes para a manutenção do metabolismo respiratório, o crescimento e a expansão de folhas, a atividade cambial, produção de xilema e floema, crescimento e desenvolvimento de raízes, manutenção do sistema de defesa e, também, o desenvolvimento reprodutivo.

Dessa maneira, é importante a compreensão dos mecanismos que controlam a síntese e a degradação do amido nos diferentes órgãos do cafeeiro, assim como sua relação com o desenvolvimento da planta, com a finalidade de estabelecer a influência dos fatores do ambiente na síntese dos compostos de reserva, e de como essa síntese poderia ser manipulada.

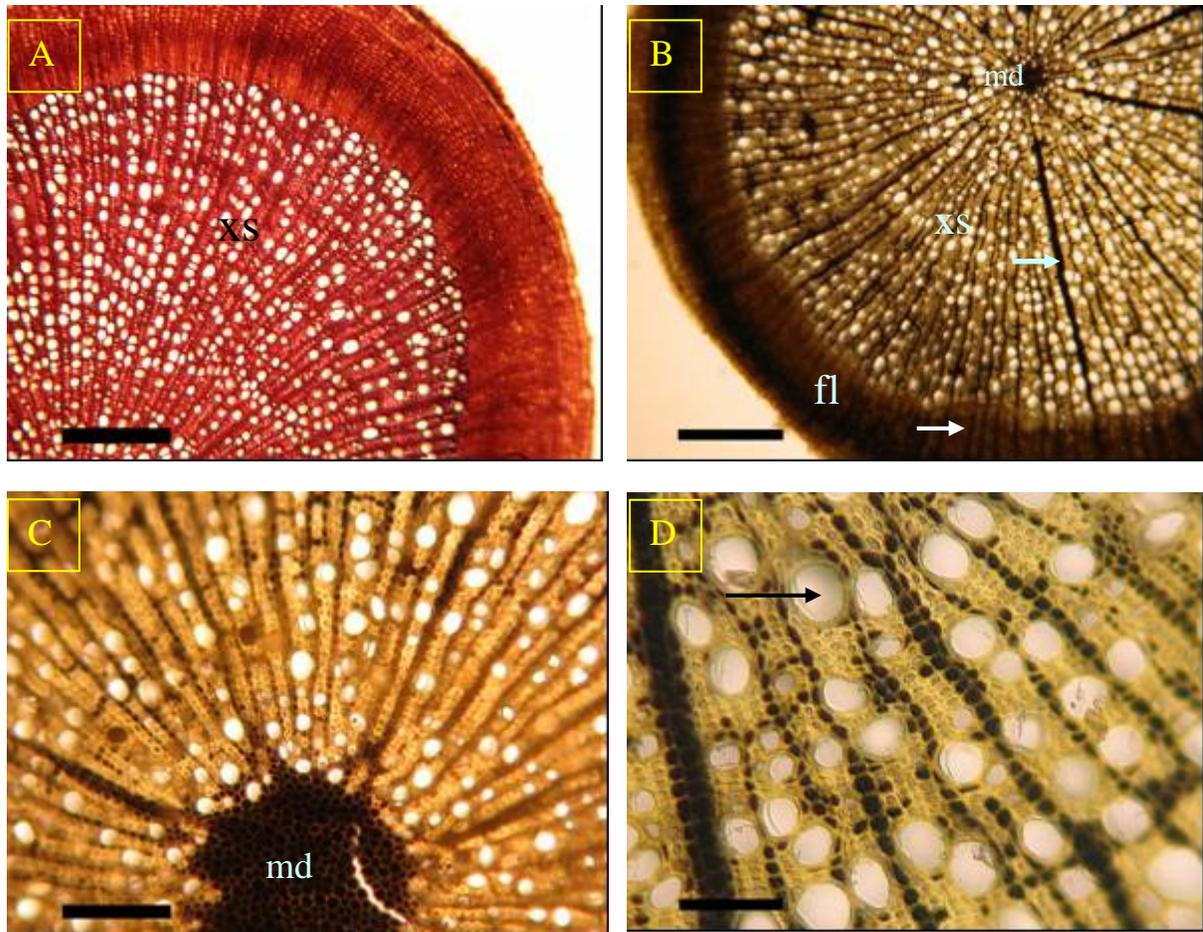


Figura 4 - Secções transversais de raízes de *C. arabica* L. cv. Catuaí feitas em agosto de 2005. A - aspecto geral da raiz demonstrando o desenvolvimento secundário (xilema e floema secundários). B - região dos tecidos vasculares mostrando o acúmulo de amido na medula, nos raios do xilema secundário (seta branca) e floema secundário (seta preta). C - região da medula com acúmulo de amido. D - xilema secundário da raiz com amido acumulado nos raios parenquimáticos (região escura), evidenciando os elementos condutores do xilema (seta). md = medula; xs = xilema secundário; fl = floema secundário; pr = periderme. Barras 1mm (A, B); 200 $\mu$ m (C); 50  $\mu$ m (D)

## **4.2 Variação de amido em tecidos de armazenamento em razão da fenologia do cafeeiro**

Na Figura 5 (A, B, C, D, E, F) podem ser observados os cortes transversais de ramos plagiotrópicos coletados de janeiro a junho de 2006, período referente à safra agrícola que iniciou na florada de setembro de 2005 e culminou em julho de 2006 com uma elevada colheita, equivalente a  $2.082 \text{ kg ha}^{-1}$  ( $34,7 \text{ sacas ha}^{-1}$ ). Portanto de janeiro a março de 2006 os frutos do cafeeiro estavam na fase de granação, iniciado por volta de dezembro de 2006, de ano de safra alta. Esse fato explicaria a ausência de amido de reserva nesse órgão, as quais foram utilizadas para o desenvolvimento reprodutivo e vegetativo do cafeeiro (Figura 5 - A, B, C). Para Rena e Maestri (2000) após um período de 4 a 8 semanas da abertura floral, os “frutos chumbinho” retomam seu crescimento, por meio da expansão a partir de novembro de 2006, com ganho de matéria seca, em conformidade com os fatores ambientais (temperatura, precipitação, irradiância) e da própria planta (estado nutricional e controle de fatores bióticos).

O período de janeiro a março de 2006 é muito importante à produção do cafeeiro, pois ocorre a granação dos frutos e solidificação dos líquidos internos dos grãos (CAMARGO; CAMARGO, 2001). Segundo Rena e Maestri (1987), os frutos em desenvolvimento mobilizam, prioritariamente, os assimilados, os quais podem utilizar as reservas de amido do lenho e das folhas concomitantemente, ou primeiramente esgotarem as reservas do lenho. Dessa forma, esses autores, relacionam o baixo rendimento da produção com teores reduzidos de reserva de amido, na fase inicial de crescimento dos frutos do cafeeiro.

A alocação de recursos energéticos, seja de tecidos armazenadores ou provenientes diretamente do processo fotossintético é mobilizada para a produção de frutos e principalmente das sementes (FENNER, 1985). Assim, a capacidade das plantas perenes de produzirem frutos e sementes é proporcional à quantidade de energia que o indivíduo consegue mobilizar para o desenvolvimento reprodutivo.

Durante o ciclo da planta, há transporte de substâncias entre seus diferentes órgãos e tecidos. Um órgão produtor é um lugar de síntese ou de armazenamento de substâncias orgânicas, fundamentalmente carboidratos, no qual a produção destes

compostos excede a utilização, como folhas maduras, cotilédones, endosperma de sementes, tecidos de reserva do caule ou raiz. Um órgão consumidor é um local de utilização de fotoassimilados, como os meristemas, folhas jovens cotilédones, endosperma em formação e tecidos armazenadores do caule e raízes, quando os mesmos desempenham a função de armazenamento (COLL et al., 2001). Portanto, um mesmo órgão pode apresentar a função de dreno de substâncias em determinados períodos, assim como sob outras circunstâncias como fonte de compostos energéticos e estruturais, entre os quais os tecidos armazenadores do cafeeiro (caule, ramos plagiotrópicos e raízes). A via de união entre os tecidos produtores e consumidores é o floema, sendo o crescimento e o desenvolvimento da planta reflexos da transferência de material entre os locais de síntese e de utilização das substâncias orgânicas.

A alocação é a regulação das quantidades de carbono fixado, canalizadas para as várias rotas metabólicas. Nas fontes, os mecanismos reguladores da alocação determinam as quantidades de carbono fixado que serão armazenados (normalmente como amido), metabolizadas nas células da fonte ou imediatamente transportadas para os tecidos-drenos. Nos drenos, os açúcares transportados são alocados para os processos de manutenção metabólica, crescimento e reserva (DUNFORD, 2004). Assim, os mecanismos de carregamento e descarregamento do floema, bem como a partição de fotossintatos são de grande interesse científico, devido aos papéis que exercem sobre a produtividade das plantas cultivadas.

Os frutos em desenvolvimento são drenos principais da planta, pois representa a possibilidade de perpetuação da espécie ao longo do tempo. Segundo Rena e Maestri (2000), os frutos são demandantes prioritários de fotoassimilados, mesmo à custa da integridade fisiológica do cafeeiro. Carvalho (1985) menciona que uma alta carga de frutos eleva a demanda por carboidratos, o que implica na exaustão da lavoura em relação a esses compostos. Assim, conforme as condições a que as plantas estejam submetidas pode acarretar a seca de ramos, morte de raízes e até mesmo da planta.

Outro fator que compete pela distribuição de fotoassimilados é o crescimento vegetativo, que no cafeeiro ocorre simultaneamente ao período reprodutivo, embora segundo Rena e Maestri (1987), a taxa média de crescimento das folhas e ramos seja

menor em janeiro do que em outubro, no início da estação chuvosa. Esse fato ocorre em função da produção e alocação diferencial de carboidratos nos diferentes períodos.

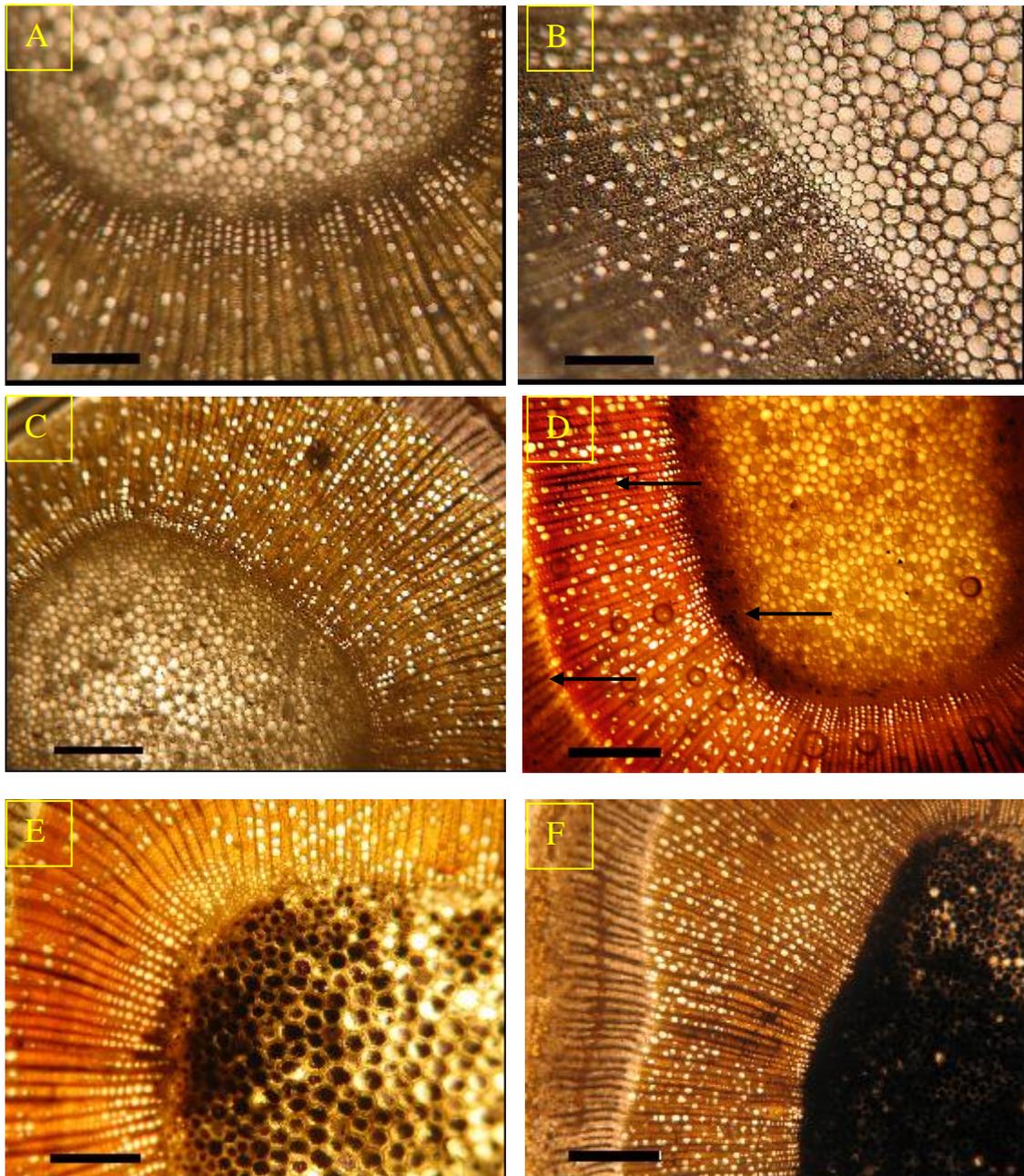


Figura 5 - Secções transversais de ramos plagiotrópicos de *Coffea arabica* L. cv. Catuaí. A, B e C - ramos coletados nos meses de janeiro, fevereiro e março de 2006 (ano de alta produção), em que evidencia ausência de amido na medula e estrutura secundária dos tecidos vasculares. D - ramo coletado em abril de 2006, com início de acúmulo de amido nos raios do xilema e floema e na medula (setas). E - presença de amido na medula e parênquima xilemático, com preenchimento parcial dos tecidos de ramos coletados em maio de 2006. F - ramo coletado em junho de 2006, com o amido armazenado na região central (medula) e nos tecidos secundários. Barras 1mm (C, D, F); 200µm (A, B e E)

Em abril observou o aparecimento inicial de amido no parênquima radial do xilema secundário e também na medula, e em maio esses tecidos já estavam parcialmente preenchidos, principalmente no parênquima da medula (Figura 5 – D, E). Em junho a medula e parte do parênquima radial apresentaram grande acúmulo desse polissacarídeo de reserva (Figura 5 - F).

Os frutos após passarem por um período de rápida expansão e granação entram na fase de maturação que normalmente ocorre nos meses de abril, maio e junho (CAMARGO; CAMARGO, 2001). Nesse período, os frutos atingem o tamanho máximo, enquanto a taxa de acúmulo de matéria seca é muito pequena. As mudanças físico-químicas que ocorrem desse período em diante preparam o fruto para a sua dispersão, utilizando como atrativo o sabor, cor e odor, a partir de compostos elaborados “*in loco*”, pela transformação de substâncias transportadas e depositadas nos frutos (MARÍN-LÓPEZ et al., 2003). Pode-se admitir que a planta nessa fase (abril a junho de 2006) esteja se preparando para a próxima estação de crescimento, que iniciará em setembro com as chuvas e a elevação da temperatura.

De abril até junho, segundo Santinato; Fernandes e Fernandes (1997) há drástica redução do crescimento vegetativo do cafeeiro, que praticamente paralisa de julho a agosto, retomando-o em setembro/outubro no início do período chuvoso. No sudeste brasileiro o cafeeiro arábica normalmente inicia o crescimento em setembro, com a elevação da temperatura e as primeiras chuvas (RENA; MAESTRI, 2000), quando também ocorre a florada.

A importância da manutenção do turgor nas células consiste na continuidade dos processos de crescimento vegetal, expansão, divisão celular e fotossíntese (CHAVES FILHO, 2000). Diversos estudos demonstraram que a ocorrência de déficit hídrico e os diversos ajustamentos fisiológicos da planta determinam as respostas adaptativas de ordem anatômica e morfológica, as quais variam de acordo com a espécie, a cultivar, o estado de desenvolvimento das plantas e a duração do déficit hídrico (SANTOS; CARLESSO, 1998).

Na fase de maturação dos frutos, de março a junho, com o fim do ciclo reprodutivo e a redução do crescimento vegetativo do cafeeiro seja pela temperatura ou

pela redução hídrica, o saldo de fotossintatos são direcionados aos tecidos de armazenamento. Nessa fase, os ramos laterais do cafeeiro consistem em drenos, o que possibilita o acúmulo de reserva energética para a utilização futura da planta.

De julho até setembro de 2006 pode ser observada a abundância de amido nos tecidos da medula, raios xilemáticos e também do floema (Figura 6 - A, B, C). O cafeeiro em condições normais passa o período de restrição hídrica com estoque de reservas em seus ramos laterais.

Em setembro de 2006, com o início das chuvas observou no presente experimento a expansão de gemas florais e o florescimento, cuja florada principal se deu em outubro de 2006, em ano de safra baixa (2006/07). A ausência de amido em parte dos tecidos do xilema e floema, bem como a diminuição desse material na medula, após o início da floração, evidencia a mobilização parcial desse composto de reserva (Figura 6 – D). A razão pode ser a expansão floral e a abertura das flores, as quais dependem do abaixamento do potencial hídrico nas pétalas, pelo aumento de açúcares solúveis, via importação pelo floema ou pela quebra de polissacarídeos presentes na própria pétala, ou ainda pela combinação de ambos (DOORN; MEETEREN, 2003). Há relatos de competição entre as pétalas de uma mesma flor pelos carboidratos e também entre flores abertas e as gemas florais, que agravaria a competição sob restrição de carboidratos. Essa característica explicaria, em parte, porque ocorre aborto floral em condições de estresse hídrico, deficiência mineral ou qualquer outro fator que afete a fotossíntese, pois haveria comprometimento do estoque de carboidratos e, assim, da floração do cafeeiro.

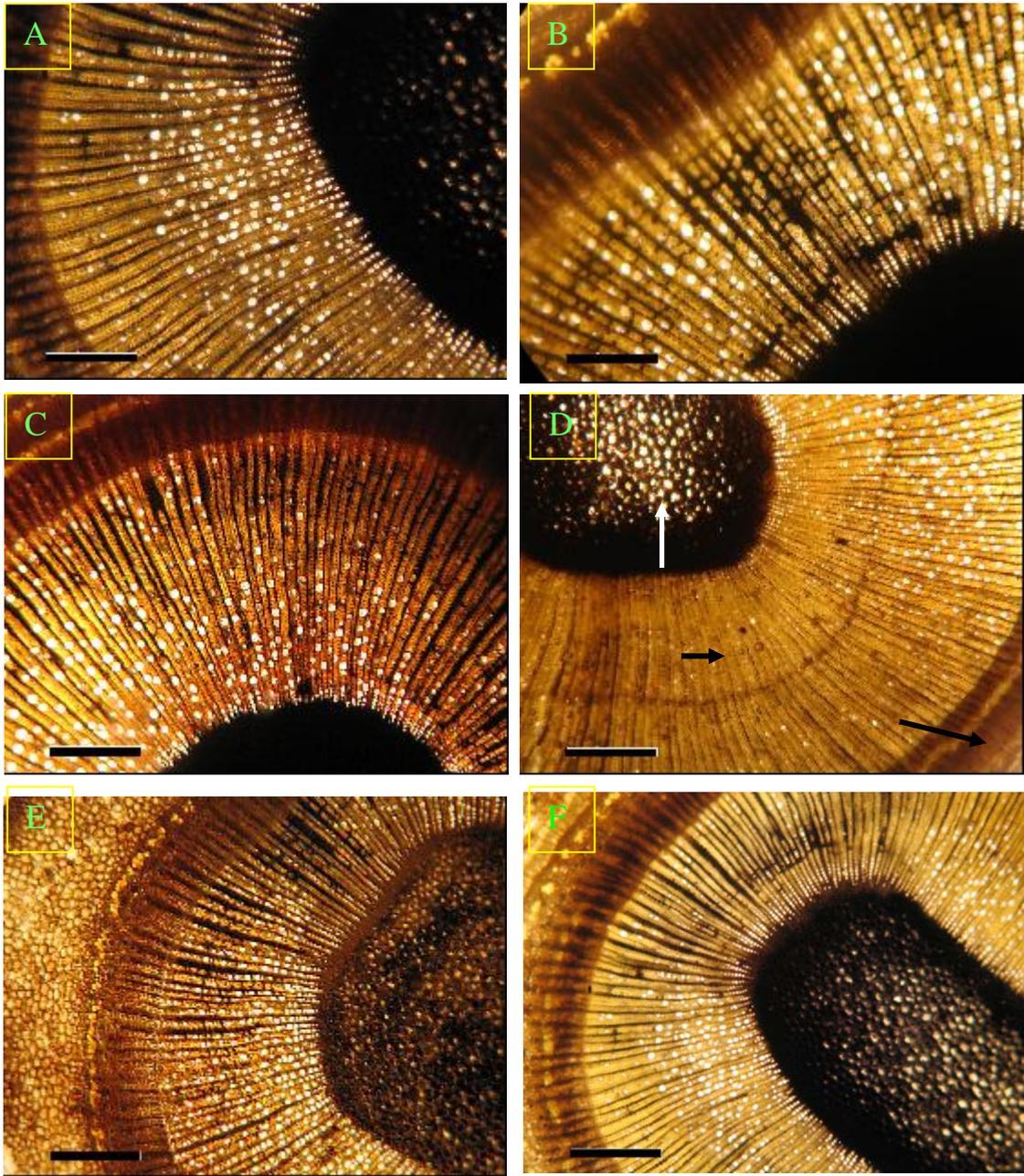


Figura 6 - Secções transversais de ramos plagiotrópicos de *Coffea arabica* L. cv. Catuaí. A, B e C - ramos coletados nos meses de julho, agosto e setembro de 2006, com evidência de quantidade abundante de amido na medula e estrutura secundária dos tecidos vasculares. D - ramo coletado em outubro de 2006, com início da degradação de amido na medula e redução nos raios do xilema e floema (setas). E - redução parcial do amido armazenado na medula e tecidos secundários do sistema vascular de ramos coletados em novembro de 2006. F - ramo coletado em dezembro de 2006, evidencia o armazenamento de amido nos tecidos de reserva, que indica a ocorrência de acúmulo nesse período. Barras 1mm (A, C, D, E e F); 300µm (B)

Entre novembro e dezembro de 2006 foi observado um novo preenchimento dos tecidos de armazenamento dos ramos laterais (Figura 6 - E, F). Nesses meses chuvosos, normalmente há um rápido desenvolvimento vegetativo do cafeeiro, com forte atuação como dreno de compostos carbônicos, haja vista que se trata de ano de safra baixa. Entretanto, observou-se que nesse período que os tecidos armazenadores dos ramos também são drenos, o que caracteriza a existência de competição entre o crescimento das estruturas vegetativas e o armazenamento de amido. Nessa época de rápido desenvolvimento vegetativo e de armazenamento, a quantidade de frutos era baixa, em razão das colheitas anteriores (safra 2004/05: 4.764 kg ha<sup>-1</sup> e safra 2005/06: 2.082 kg ha<sup>-1</sup>). Havia a presença de frutos “chumbinho”, fase sem crescimento visível, que dura cerca de seis a oito semanas após o florescimento. Existem relatos de autores que os frutos chumbinhos não estão dormentes, pois apresentam taxa respiratória elevada e o crescimento do pericarpo e das sementes ocorrem, principalmente, por divisão do que por expansão celular (RENA; BARROS; MAESTRI, 2001).

Na antese praticamente não há divisões celulares ou a mesma termina no começo do período de desenvolvimento do fruto (COLL et al., 2001). Para esses autores existem aproximadamente 2 milhões de células na antese da macieira e 40 milhões na sua colheita. Para se chegar a esse número de células são necessárias 21 duplicações antes da antese e somente 4,5 depois da floração. Para os frutos de *Coffea arabica* essa característica foi corroborada em trabalho anatômico feito por Toledo (1961 apud ROMERO, 2002), o qual observou em fruto bem novo, aproximadamente, 2,0 mm de diâmetro, cujas camadas de células estavam todas praticamente formadas, porém ainda indistintamente diferenciadas nas três regiões do pericarpo.

Embora a fase de crescimento não visível do fruto (fase chumbinho) não tenha uma explicação satisfatória, é possível que a mesma se deva a forte competição por fotoassimilados por parte do crescimento vegetativo. Nesse caso, os frutos “chumbinho” não seriam drenos prioritários da planta, fato incomum à maioria das espécies. Entretanto, de acordo com Janzen (1980), em certas árvores tropicais os frutos permanecem pequenos durante vários meses e a sua expansão plena ocorre somente nos últimos meses de desenvolvimento, presumivelmente porque as árvores convertem parte de seu produto fotossintético em reservas durante esse período (frutos

pequenos). Possivelmente, a principal força de seleção relacionada ao atraso no desenvolvimento dos frutos se deva a ação de herbívoros, o que explicaria a floração irregular, com vistas a diminuir os riscos de sementes inviáveis, cuja economia de recursos seria usada noutras finalidades. Esta pode ser uma explicação para a ocorrência da fase chumbinho do cafeeiro arábica, uma espécie arbórea que se desenvolveu evolutivamente em uma região tropical.

Em dezembro de 2006 (Figura 6 - F) os tecidos armazenadores dos ramos laterais apresentaram grande quantidade de amido e, provavelmente, em janeiro os mesmos deveriam estar novamente vazios, como aconteceu em janeiro de 2006, só que, nesse caso, em razão do crescimento vegetativo, por se tratar de ano de safra baixa (2006/07). Carvalho (1985) menciona que se o amido de reserva fosse utilizado totalmente pelos frutos, isso representaria somente 7% da matéria seca total e não seria suficiente para suprir a demanda do crescimento vegetativo por mais de sete semanas. Por isso, o autor sugere que o mais importante à produção é a capacidade fotossintética corrente da planta, processo dependente da área foliar e da taxa de fotossíntese líquida. O autor conclui ainda que o teor de amido foliar ou caulinar não são parâmetros adequados para avaliar o vigor do cafeeiro.

Embora exista indicativo de que o teor de amido armazenado não seja suficiente para suprir a demanda da planta por carbono, parece que as reservas são utilizadas para dar um impulso no início do desenvolvimento reprodutivo do cafeeiro, seja na antese ou na expansão rápida dos frutos. Essa fase reprodutiva é crítica, pois exige uma rápida mobilização de carboidratos que poderia até não acontecer se dependesse, exclusivamente, da fotossíntese corrente. Essa afirmação se fundamenta na quantidade de fatores ambientais que podem afetar a fotossíntese em sua plenitude. Dessa forma, é possível que o papel das reservas de carboidratos nos tecidos do cafeeiro sobre o desenvolvimento da planta tenha sido subestimado pelo pesquisador.

Os frutos verdes do cafeeiro possuem estômatos funcionais, os quais representam de 20 a 30% da superfície fotossintética total da planta e contribui com até 30% do seu ganho em matéria seca (RENA; MAESTRI, 1986). Esse fato reforça, ainda

mais, a importância do rápido desenvolvimento inicial dos frutos (expansão), a partir das reservas.

Os cortes transversais realizados no caule do cafeeiro ao longo do ano de 2006 possibilitaram verificar que a variação do amido apresentou um comportamento semelhante às flutuações ocorridas nos ramos laterais. Em janeiro de 2006 os tecidos apresentaram-se praticamente sem reservas (Figura 7 - A), uma evidência de que nessa época (expansão e granação dos frutos) o referido órgão também mobiliza suas substâncias armazenadas. No mês de fevereiro, embora não tenha sido apresentado o resultado, as observações foram semelhantes.

Nos ramos laterais o início do acúmulo de amido se deu em abril, porém no caule a deposição ocorreu a partir de março de 2006 (Figura 7 - B), isso implica em afirmar que o armazenamento ocorre primeiro no caule e depois nos ramos laterais. Ressalta-se que o caule (ramo ortotrópico) do cafeeiro é um forte dreno que compete por carboidratos no período de frutificação da espécie.

De abril a setembro de 2006 (Figura 7 - C) os tecidos da medula e do xilema possuem abundantes reservas de amido e com base na espessura e tamanho do caule, não é desprezível a importância desse composto sobre o desenvolvimento da planta. Aparentemente, parte das reservas é mobilizada em outubro, após a floração, como também foi observado nos tecidos dos ramos laterais. Segundo Kozłowski (1992), o acúmulo de amido mostra consideráveis variações sazonais, em que plantas de zonas temperadas exibem pelo menos dois picos máximos e mínimos de amido. Normalmente, os carboidratos se acumulam nos ramos e caule principal na parte final da estação de crescimento, para ser consumido durante o início da estação quente e chuvosa. Porém, o modelo de acúmulo e degradação difere entre espécies e genótipos, de acordo com suas características de crescimento.

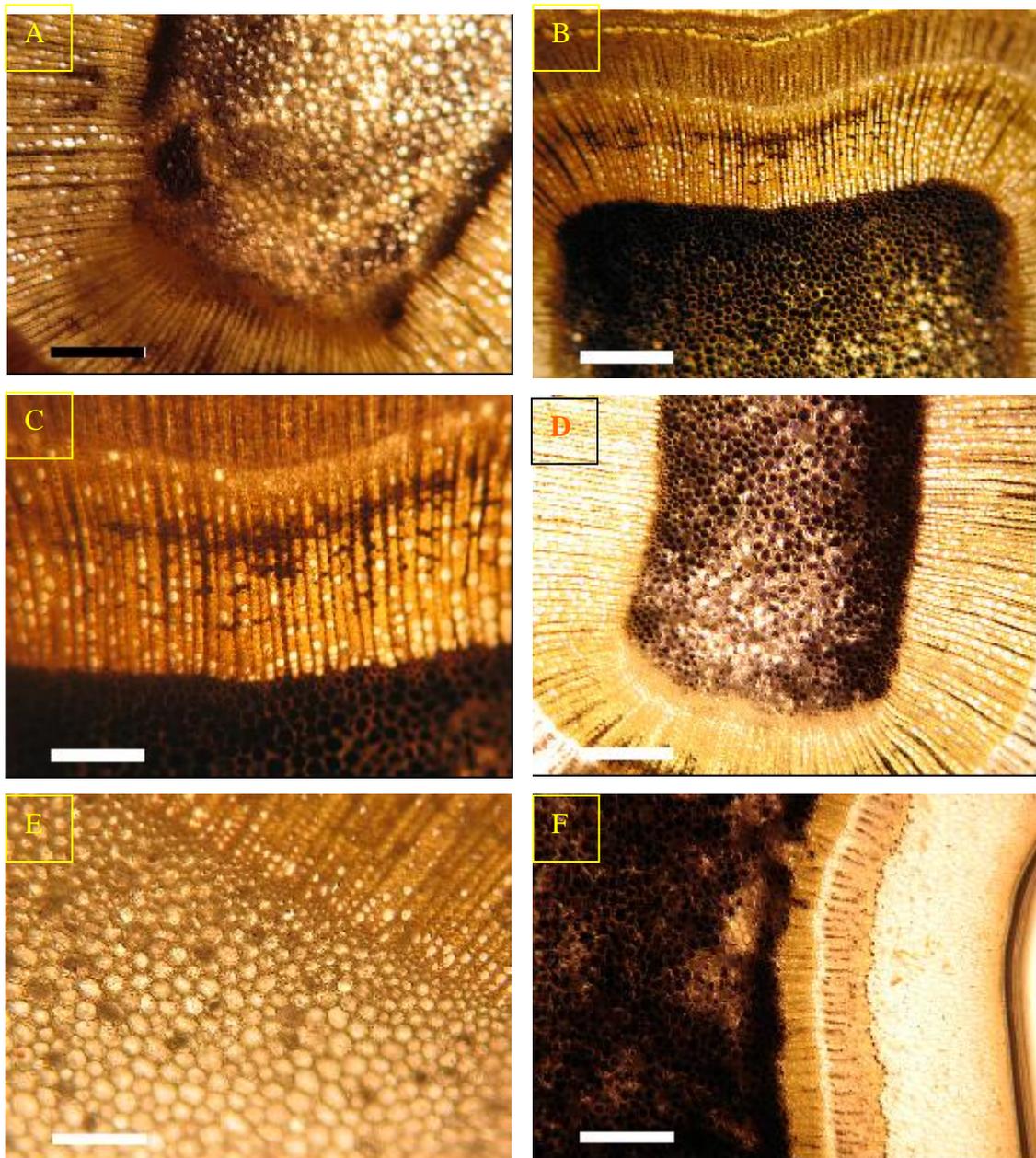


Figura 7 - Secções transversais do caule (ramo ortotrópico) de *Coffea arabica* L. cv. Catuaí. A - região central do caule principal coletado em janeiro de 2006, com redução do amido nos tecidos armazenadores. B - caule coletado em março de 2006, com amido na medula e tecidos do xilema (preenchimento parcial da região). C - medula do caule preenchida com amido em abril de 2006, tecidos do xilema parcialmente preenchidos. D - região central do caule coletado em outubro de 2006, com redução do amido contido na medula e tecidos vasculares. E - ausência de amido na medula e parênquima xilemático em amostras coletadas em novembro. F - caule coletado em dezembro de 2006, evidencia amido armazenado parcialmente na região central (medula) da estrutura. Barras 1mm (B, D e F); 200µm (A e C); 100µm (E)

Em novembro de 2006 (Figura 7 - E) os tecidos estão novamente vazios, devido à degradação e mobilização do amido para os locais onde a requisição de carbono é maior, como o crescimento de ramos (vegetação). Nessa época, aparentemente, o caule do cafeeiro atua como fonte de assimilados que podem ser utilizadas tanto no desenvolvimento reprodutivo, quanto no vegetativo. No presente estudo os assimilados foram, predominantemente, alocados para o crescimento vegetativo, pois se trata de ano de safra baixa, com base no florescimento ocorrido em outubro de 2006. Em dezembro de 2006 (Figura 7 - F) os tecidos apresentaram novamente acúmulo de amido, seguindo o padrão dos ramos laterais, provavelmente como resultado de taxas elevadas da fotossíntese, observada por Reis (2007), em pesquisa realizada na mesma área e plantas.

As secções realizadas nas raízes do cafeeiro (Figura 8 - A, B, C, D, F), permitiram observar a presença de amido armazenado, principalmente no xilema secundário, durante quase todo o ano, com exceção de outubro de 2006 (Figura 8 - E). Nesse mês verificou-se a ausência de amido nos tecidos, cuja degradação no início do período chuvoso, pode estar relacionada com o crescimento de raízes, fundamental para a captação de água e transporte de nutrientes. Esse crescimento se dá de forma rápida, para que a parte aérea possa, também, se desenvolver mais aceleradamente, com aumento da superfície fotossintética. Segundo Beckley (1935 apud RENA; MAESTRI, 1986), sob certas condições o crescimento ativo das raízes ocorre durante a estação chuvosa, mas em outros casos o crescimento é mais rápido quando a umidade do solo não é tão alta, logo após as chuvas. Porém, estas informações aparentemente contraditórias, parecem indicar que os períodos de maior crescimento da parte aérea e das raízes não são concorrentes.

Para o crescimento celular é imprescindível água, assim é natural que o desenvolvimento das raízes ocorra no início das chuvas. Entretanto, nessa época há também a abertura das flores do cafeeiro, bem como de novas folhas e ramos, indícios do recomeço da fase vegetativa das plantas. Essas atividades necessitam de grande quantidade de compostos carbônicos, seja para síntese de compostos estruturais ou metabólicos. Possivelmente, o crescimento inicial das raízes em outubro aconteça à

custa da reserva dos tecidos armazenadores (raízes), pela presença do amido em local onde, potencialmente, será consumido, com economia de tempo na sua importação.

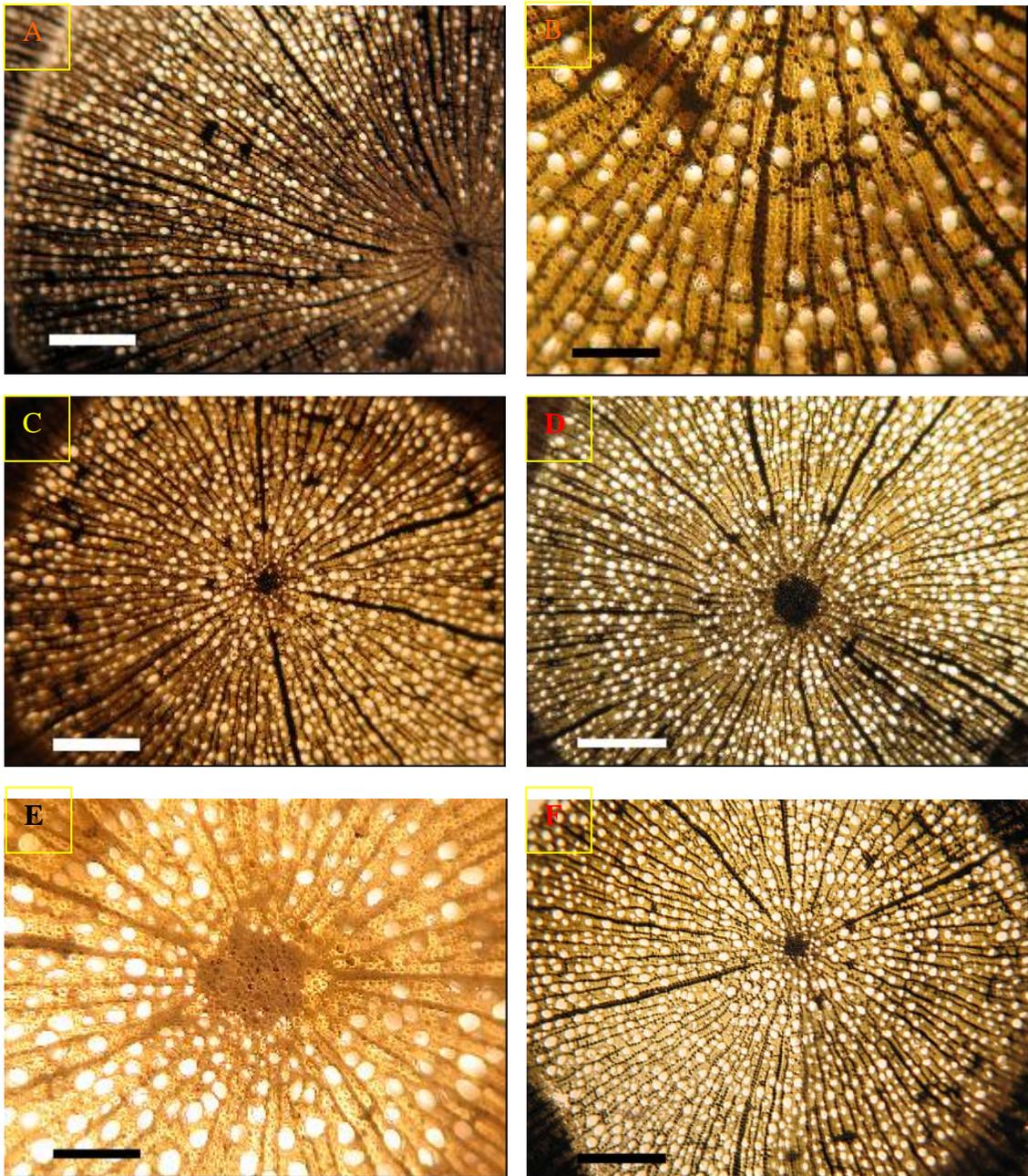


Figura 8 - Seções transversais de raízes laterais de *Coffea arabica* L. cv. Catuaí. A - região central da raiz coletada em janeiro de 2006, com presença de amido nos raios xilemáticos (linhas escuras) e na medula. B - raiz coletada em março de 2006, com amido na medula e tecidos do xilema, mostrando a abundância de amido na região. C e D - parte central da raiz e raios xilemáticos com amido nos meses de maio e agosto de 2006. E - Ausência de amido na medula e parênquima xilemático em amostras coletadas em outubro. F - raiz coletada em dezembro de 2006, em que há, novamente, presença de amido nos tecidos de reserva. Barras 1mm (C, D e F); 300 $\mu$ m (A); 100 $\mu$ m (B e E)

Outra vantagem do armazenamento para uso de reserva das próprias raízes, se deve à independência das condições em que a parte aérea está submetida, como a perda de área foliar pela ação biótica ou por qualquer outro estresse. Assim, a planta poderia se recuperar mesmo que a superfície fotossintetizante fosse totalmente destruída, haja vista que o carbono estocado no caule e nas raízes poderia ser utilizado. Segundo Marshal e Waring (1985 apud KOZLOWSKI, 1992) grandes quantidades de carboidratos são translocados para as raízes em espécies arbóreas temperadas, armazenados até o início da estação de crescimento, a partir da qual a reserva é degradada para uso no processo respiratório e crescimento. Os carboidratos são armazenados em raízes grandes e perenes, em estruturas secundárias e, também, nas raízes mais finas. Larcher (2000) relata que para diversas espécies arbóreas, as plantas estocam fotoassimilados durante vários períodos do ano e, particularmente, nas raízes, o amido fica armazenado praticamente o ano inteiro. Essa reserva é mobilizada apenas num breve período, favorável ao seu crescimento. Tal característica se deve, provavelmente, a ocorrência de estresses sucessivos, as quais as plantas perenes estão sujeitas ao longo do ciclo e por isso seria fundamental a reserva de carboidratos à manutenção do indivíduo durante as condições ambientais desfavoráveis.

#### **4.3 Detecção de amido em ramos plagiotrópicos em época anterior a fase reprodutiva**

Na determinação de amido feitos em ramos plagiotrópicos com e sem gemas florais, realizada em abril de 2006, verificou-se que na maioria daqueles com gemas florais desenvolvidas (37 ramos) foi positivo os testes histoquímicos para amido (Tabela 1), enquanto todos os ramos sem gemas (40 ramos) foram negativos.

Os testes para a detecção de amido nos ramos laterais do cafeeiro em época antecedente à fase reprodutiva, indicam a existência de relação entre a presença desse carboidrato de reserva e a fase de indução para o florescimento no cafeeiro. Pela análise estatística constatou diferença significativa entre as freqüências observadas

para a presença de amido nos dois grupos pelo teste do qui-quadrado ao nível de 5% de probabilidade.

A diferenciação da gemas florais de acordo com Majerowicz e Sondahl (2005) ocorre de março a abril para ramos de primeira produção (sem frutos) e em maio para ramos de segunda produção, cuja diferenciação foi verificada após o período de colheita dos frutos. Os mesmos autores concluem, ainda, que os sinais que regulam a indução e a diferenciação das gemas florais são distintos, bem como existem respostas diferentes para ramos de primeira e de segunda produção.

Os ramos que foram positivos ao teste histoquímico para amido e que continham gemas florais encontravam-se, predominantemente, no terço superior das plantas e aqueles que não apresentaram amido e que não possuíam gemas visíveis concentravam-se nos terços médio e inferior, corroborando resultados do trabalho supracitado.

Em *C. arabica* as gemas florais desenvolvem-se, predominantemente, nas axilas foliares dos nós de ramos plagiotrópicos. Segundo Camayo-Vélez e Arcila-Pulgarin (1996) diversos autores sugerem que o processo de floração do cafeeiro é constituído pelas etapas de indução, diferenciação, desenvolvimento, latência e antese.

Tabela 1 - Número de ramos plagiotrópicos com e sem gemas reprodutivas que apresentaram presença ou ausência de amido pelo teste qualitativo histoquímico

Ramos plagiotrópicos	Presença de amido		Total
	Sim	Não	
Com gemas florais	37	0	37
Sem gemas florais	3	40	43
Total	40	40	80

O primeiro processo para que haja a transformação das gemas vegetativas em reprodutivas é a indução floral, a qual pode ser influenciada por um fator específico do ambiente como a duração do dia (fotoperíodo) ou por vários fatores atuando em conjunto (água, luz, nutrientes, temperatura entre outros).

A indução fotoperiódica da floração é um processo sistêmico que requer a translocação de um estímulo floral das folhas para o meristema apical da planta (CORBESIER; COUPLAND, 2006). Em resposta a este estímulo, o meristema apical reduz a formação de folhas e inicia o processo de desenvolvimento reprodutivo. Essa transformação na morfogênese envolve mudanças na identidade do primórdio floral e também na filotaxia do órgão. Os estudos da transição floral levaram a identificação de diversos sinais que desencadeiam a floração, entre eles a sacarose, citocininas, giberelinas e compostos nitrogenados reduzidos, que são transportados via floema até o meristema apical.

Na literatura existem relatos de trabalhos (FRANCO, 1940; PIRINGER; BORTHWICK, 1955 apud RENA; BARROS; MAESTRI, 2001) afirmando que o cafeeiro (*Coffea arabica* L.) é uma espécie de fotoperíodo curto, cujo fotoperíodo crítico estaria em torno de 13 a 14 horas. No entanto, este papel do fotoperíodo no estímulo da indução floral tem sido questionado (RENA; MAESTRI, 1987), vez que na maioria das regiões cafeeiras do mundo, o comprimento do dia não excede ao valor crítico e assim a planta estaria o ano inteiro induzida. Os mesmos autores chegam a mencionar esta possibilidade, com base em trabalho utilizando quatro cultivares e a variedade *semperflorens* em regime de fotoperíodo longo (18 horas), pois essas plantas produziram um maior número de flores.

O fotoperiodismo é um mecanismo fisiológico de adaptação das plantas às variações estacionais do ambiente, e implica na existência de um processo de “leitura” da duração da luz do dia que leva a planta a florescer no momento adequado, normalmente para evitar situações críticas de estresse (COLL et al., 2001). A indução floral se entende como sendo a ação da luz sobre as folhas, a qual exerce estímulo estável sobre a floração, isto é, uma alteração no balanço hormonal que causaria a passagem da planta do estado vegetativo, para o estado reprodutivo. A mudança

morfo-anatômica dos meristemas vegetativos para botões florais é chamada de evocação floral.

O padrão sazonal de crescimento de ramos e da área foliar não é modificado pelo aumento do fotoperíodo para 14 horas, em experimento realizado por Amaral; Rena e Amaral (2006). Esses resultados demonstraram que o padrão de crescimento vegetativo não sofreu influência do tempo de duração do período luminoso, pois não houve alterações que pudessem evidenciar a influência do fotoperíodo sobre a transição vegetativo-reprodutiva das plantas do cafeeiro.

Os sinais de desenvolvimento que resultam na evocação floral incluem fatores endógenos, tais como o ritmo circadiano, a mudança de fase e hormônios, além de fatores externos, como o comprimento do dia (fotoperíodo), sinais transmissíveis da folha, cujo conjunto dos mesmos é denominado estímulo floral e são transferidos para o meristema apical do caule. Essas interações dos fatores endógenos e externos capacitam a planta sincronizar seu desenvolvimento reprodutivo com o ambiente (AMASINO, 2004).

Em algum momento durante o ciclo da planta ocorre a transição do desenvolvimento vegetativo para o reprodutivo. Esse processo é raramente reversível, assegurando que o momento da transição ocorre em condições que sejam favoráveis à polinização e ao desenvolvimento das sementes. A análise fisiológica e genética do florescimento indica que múltiplos fatores ambientais e endógenos influenciam o momento da mudança (BOSS et al., 2004).

Diversos trabalhos têm descrito a relação existente entre a presença de genes reguladores da transição floral (LEVY; DEAN, 1998; JAEGER; GRAF; WIGGE, 2006; CORBESIER; COUPLAND, 2006) e a alteração entre fase vegetativa e reprodutiva, principalmente pelos genes homeóticos estudados na espécie *Arabidopsis thaliana*. Esta planta tem sido utilizada como modelo no estudo de genes que controlam a identidade dos órgãos de uma planta, isto é, a formação de cada órgão no lugar de sua ação.

Embora o estudo dos genes homeóticos tenha conduzido a um grande avanço sobre o estudo molecular da morfogênese vegetal, muito ainda resta para ser

elucidado, principalmente no que se refere aos mecanismos fisiológicos da indução e desenvolvimento floral. Muitas vias afetam a transição floral, o que torna essencial o conhecimento dos diferentes caminhos que se comunicam e integram o sinal percebido pela planta (JAEGER; GRAF; WIGGE, 2006).

*Arabidopsis thaliana* é a espécie mais estudada, pois por uma série de motivos é a planta modelo para os estudos moleculares e fisiológicos. Entretanto, essa é uma espécie de dias longos. Outro agravante é que, normalmente, são conhecidas plantas de dias curtos, longos e neutros, em relação ao estímulo qualitativo da luz sobre a indução floral. Porém, alguns autores ainda incluem neste grupo plantas de dias longo-curtos, dias curto-longos (AMASINO, 2004), plantas de dias intermediários e ambifotoperiódicas (COLL et al., 2001), indicando que o caminho para a elucidação dos mecanismos envolvidos na floração é pouco conhecido.

Os estudos clássicos sobre o cafeeiro apontam à espécie *Coffea arabica* L. como uma espécie responsiva ao fotoperíodo. A indução fotoperiódica serve para sincronizar a floração de uma espécie em certa região, para maximizar o esforço reprodutivo e garantir a sobrevivência da espécie em períodos de estresse. Entretanto, Camargo (1985) em seu trabalho demonstra que o florescimento de *C. arabica* tanto nas diferentes regiões do Brasil, como também em outros países, é bastante divergente em relação à época de ocorrência. Em alguns países produtores como a Colômbia, apresentam duas épocas de florescimento na região de Palmira, que acontece em março e em setembro. Essa característica coloca em dúvida de que a indução do cafeeiro dependa do fotoperíodo, pois não existe sincronia entre o florescimento da espécie nem mesmo na região de origem.

Alguns autores afirmam que nas regiões cafeeiras próximas ao equador, cuja variação do comprimento do dia é muito pequena, as plantas permanecem induzidas permanentemente, sem apresentar uma estação de florescimento definida, com o desenvolvimento das flores observado no início do período chuvoso (CAMARGO, 1985; RENA; BARROS; MAESTRI, 2001).

No equador os comprimentos do dia e da noite são iguais e constantes durante o ano e na medida em que se desloca em direção dos pólos, os dias tornam-se mais

longos no verão e curtos no inverno. Os vegetais evoluíram para detectar estas mudanças sazonais do comprimento do dia e suas respostas fotoperiódicas específicas são fortemente influenciadas pela latitude em que se originaram (AMASINO, 2004). As respostas em função da duração do dia variam desde o florescimento, formação de estruturas de reserva até a indução de dormência. Assim, evolutivamente seria difícil imaginar uma espécie que fosse selecionada para florescimento em dias curtos numa região próxima ao equador, cuja duração do dia é praticamente constante durante o ano (CHAVES FILHO, 2007). É, também, controvertida a idéia de que a mesma espécie esteja induzida florescer o ano todo na região equatorial, e como as flores são folhas modificadas, o crescimento vegetativo não deveria ser observado durante o período de indução, fato que não ocorre com o cafeeiro.

Se bem supridas com assimilados, as plantas lenhosas tropicais e subtropicais como o café, cacau, jaca, mamão e diversas palmeiras, podem apresentar frutos durante o ano todo (LARCHER, 2000). De maneira geral, a época de floração do cafeeiro, na maioria das regiões, está ligada ao início da estação chuvosa, após um período de restrição do crescimento vegetativo. Possivelmente, exista um balaço endógeno metabólico e hormonal durante a redução do crescimento que desencadeia o sinal para o desenvolvimento reprodutivo da espécie, que pode, inclusive, ser o acúmulo de reservas. Para Fenner (1985) em algumas espécies os compostos de reserva exercem papel importante sobre a quantidade de flores e frutos que serão produzidos, pois a capacidade reprodutiva da planta está diretamente relacionada com energia mobilizada para essa função. Assim, o desenvolvimento de flores e frutos, aparentemente, parece ser um mecanismo pelo qual a planta-mãe regula o esforço reprodutivo de acordo com os recursos disponíveis.

Independentemente de o cafeeiro responder ou não ao estímulo fotoperiódico, os resultados do presente trabalho evidenciaram que o acúmulo de amido nos ramos do cafeeiro está relacionado à presença de gemas florais. Portanto, não se pode desprezar a importância desse carboidrato de reserva para o desenvolvimento reprodutivo do cafeeiro. Com base no fato do acúmulo de carboidrato depender da relação fonte-dreno, é possível que o balanço positivo de carbono que leva ao armazenamento nos ramos, também propicie à disponibilidade de carbono necessária a construção das

gemas florais, podendo o florescimento não necessariamente estar ligado ao acúmulo. Caso essa hipótese seja verdadeira, a presença de amido nessas condições poderia ser utilizada como um indicador do balanço positivo de energia no órgão e, conseqüentemente, do desenvolvimento reprodutivo.

#### **4.4 Relação entre a quantidade de frutos e o acúmulo de amido nos ramos plagiotrópicos de *C. arabica***

Com base nos dados da Tabela 2 pode-se afirmar que existe relação entre a quantidade de frutos, acúmulo de amido nos ramos plagiotrópicos e presença de gemas florais. A secção transversal dos ramos com e sem gemas encontra-se apresentada na Figura 9.

Dos vinte ramos que apresentaram gemas florais desenvolvidas, apenas dois não possuíam amido em seus tecidos, enquanto que todos os ramos sem gemas não havia amido. A maior razão entre a matéria seca de frutos e partes vegetativas dos ramos (RFV) para o grupo com estruturas reprodutivas foi igual a 4,0; cujo menor valor foi 0,34; com amplitude de 3,66 e média igual a 1,77. Para o grupo de ramos sem gemas florais, a quantidade de matéria seca dos frutos em relação às partes vegetativas dos ramos foi superior, verificando-se, nesse caso, maior valor (16,55) e menor igual a 5,24; portanto, superior ao maior apresentado pelos ramos com gemas. A amplitude nesse grupo foi de 11,31 e média igual a 10,05.

Os resultados obtidos na presente pesquisa corroboram àqueles apresentados por Majerowicz e Sondahl (2005), em que ramos com frutos iniciaram a diferenciação das gemas florais tardiamente, comparativamente aos ramos sem frutos. Essa observação indica que o mecanismo de indução floral, aparentemente, atua de forma diferente na mesma planta, o que reforça a dúvida sobre a necessidade do fotoperiodismo na espécie *C. arabica*. Como o funcionamento desse mecanismo consiste, basicamente, na sincronização do florescimento, não deveria acontecer de forma diferenciada e em épocas diferentes na mesma planta e mesma região. Apesar de existirem diversos trabalhos que versam sobre a fotoperiodicidade do cafeeiro,

existem poucos relatos sobre a importância do acúmulo de carboidratos na indução floral, como evidencia os resultados obtidos no presente experimento.

Tabela 2 - Média da razão (RFV) entre a matéria seca de frutos e parte vegetativa (caule e folhas) de ramos plagiotrópicos de *Coffea arabica* L. cv. Catuaí com e sem gemas florais submetidos ao teste histoquímico para detecção de amido

Ramos	RFV	Amplitude	% ramos com amido
Com gemas florais	1,77 ± 1,19	3,66	80
Sem gemas florais	10,05 ± 3,80	11,31	0
Total	11,82	14,97	80

Nas espécies lenhosas a formação de flores, a frequência do florescimento, quantidade de frutos e o amadurecimento das sementes são regulados pela combinação de fatores nutricionais, alocação de assimilados e mecanismos endógenos de controle (LARCHER, 2000). Dessa forma, a abundância de frutos compete com o crescimento de tecidos vegetativos, e se o rendimento fotossintético for insuficiente haverá somente gemas vegetativas, sem a formação de gemas reprodutivas no ano seguinte. Assim, a alternância de produção verificada no cafeeiro, pode ter como causa a capacidade fotossintética corrente e também o acúmulo de carboidratos nos tecidos armazenadores.

Devido ao antagonismo entre reprodução e crescimento vegetativo (FENNER, 1985), a demanda proporcionada por uma elevada produção de frutos mobiliza uma grande quantidade de assimilados para as estruturas reprodutivas. Assim, a produção de flores e, conseqüentemente, de frutos serão reduzidas no próximo período reprodutivo. Para o cafeeiro arabica tem-se outro fator importante para a queda na produção após um ano de grande quantidade de frutos. As gemas florais só ocorrem em nós de ramos formados no ciclo anterior, embora em algumas cultivares como o Obatã, as flores são observadas em nós ao longo do ramo e, mesmo assim, existe alternância de produção.

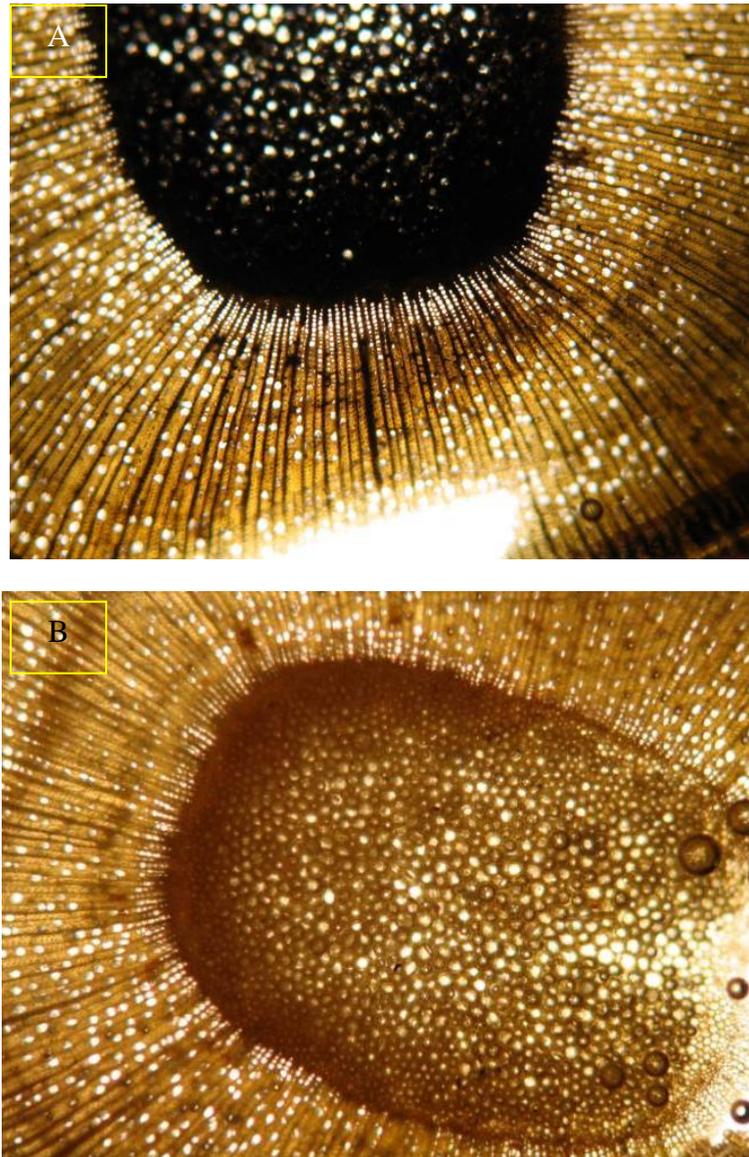


Figura 9 - Secções transversais de ramos plagiotrópicos de *Coffea arabica* L. cv. Catuaí. A - ramo coletado em maio de 2006 com presença de gemas florais desenvolvidas e pequena quantidade de frutos. B - ramo coletado em maio de 2006 sem gemas florais desenvolvidas e com grande quantidade de frutos

#### **4.5 Relação entre o teor de amido em ramos plagiotrópicos na presença de gemas florais**

Ramos plagiotrópicos do cafeeiro com gemas florais coletados em julho de 2006, após um ano de safra alta ( $2.082 \text{ kg ha}^{-1}$  ou  $34,7 \text{ sacas ha}^{-1}$ ), possuíam maior acúmulo de amido nos tecidos armazenadores desses órgãos, em relação àqueles sem gemas florais (Figura 10). O teor de amido nos ramos que continham gemas foi, em média,  $42,85 \text{ mg.g}^{-1}$  de matéria seca ou 4,29% de amido, enquanto ramos sem gemas florais desenvolvidas o valor foi igual a  $9,10 \text{ mg.g}^{-1}$  ou 0,91%. Os teores de amido determinado no presente trabalho foram semelhantes aos relatados por Carvalho (1985), que verificou nos meses de junho e julho valores entre 4,0 e 5,0% de amido em Catuaí. O mesmo autor determinou, em fevereiro, na progênie UFV-1359 cerca de 4,5% de amido em plantas cujos frutos foram arrancados, enquanto nas plantas que os mesmos estavam presentes determinou-se teores próximos a 1,0%.

No experimento realizado por Castro (2002) as plantas cujos frutos tinham sido retirados em dezembro, os ramos laterais apresentaram, em maio, teor de amido próximo a 6,0%, com níveis máximos em setembro. Já os ramos de plantas que não foram desbastadas o teor de amido em maio foi próximo de 3,0%; uma indicação que o acúmulo de amido está diretamente ligado à presença de frutos nos ramos. O mesmo autor também menciona que as plantas que foram desbastadas demonstraram maior crescimento vegetativo e maior produção de frutos no ano seguinte.

É provável que a resposta esteja na relação fonte-dreno, em que uma grande quantidade de frutos diminui a disponibilidade de fotoassimilados para os tecidos drenos, o que inclui, no caso do cafeeiro, os ramos laterais, caule principal e raízes. Assim, o crescimento e o desenvolvimento de gemas reprodutivas seriam comprometidos, em razão da distribuição para locais de maior demanda, com atraso na floração nos ramos com maior quantidade de frutos, normalmente localizados no terço médio da planta. No campo, as primeiras flores, em geral, são observadas nos ramos do terço superior, as quais possuem menor quantidade de frutos em desenvolvimento.

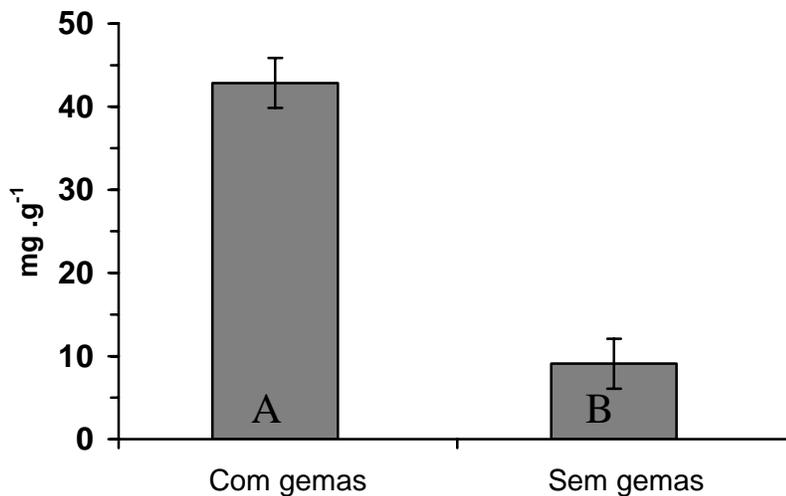


Figura 10 - Média do teor de amido em miligramas por grama de matéria seca de ramos plagiotrópicos de *Coffea arabica* L cv. Catuaí contendo gemas florais desenvolvidas (A) e sem a presença de gemas (B). As amostras analisadas foram coletadas em julho de 2006. Barras verticais indicam o desvio padrão das amostras

As fontes incluem qualquer órgão exportador, capaz de produzir fotossintatos em excesso para as suas necessidades ou um órgão de armazenamento, que remobilizaria os compostos de reserva, em determinados períodos. Os drenos incluem órgãos não fotossintéticos dos vegetais e àqueles que não produzem fotoassimilados em quantidades suficientes para suprir a sua própria demanda (DUNFORD, 2004).

As rotas fonte-dreno seguem também padrões anatômicos de desenvolvimento, em que as folhas suprem os drenos por meio de conexões vasculares diretas. No caso do cafeeiro, o surgimento de frutos nas axilas foliares faz com que haja uma competição direta pelos fotoassimilados devido à proximidade dos drenos com a fonte (folhas).

Os ramos plagiotrópicos do cafeeiro após a fase final de maturação dos frutos e com a redução no crescimento vegetativo, passa a ser um forte dreno de fotoassimilados. Para Dunford (2004) o desenvolvimento da planta é fundamental nas relações fonte-dreno, em que os ápices caulinares e as folhas jovens recebem,

prioritariamente, assimilados durante o desenvolvimento vegetativo, enquanto os frutos são drenos dominantes na fase reprodutiva. As mudanças na atividade do dreno podem ser complexas, pois várias atividades nos tecidos-dreno podem limitar potencialmente a taxa de absorção pelo mesmo.

A atividade do dreno e sua intensidade também estão relacionadas à presença e à atividade das enzimas de clivagem da sacarose, a invertase ácida e a sacarose sintase, pois catalisam a primeira etapa da utilização de sacarose, açúcar comumente translocado no floema. Em tecidos não fotossintéticos, a sacarose é degradada por uma invertase ácida no apoplasto ou pela ação da enzima sacarose sintase no simplasto. Após a degradação da sacarose, ocorre a formação de ADP-glicose a partir da UDP-glicose e frutose, liberada inicialmente pela quebra da sacarose, cuja incorporação completa de duas hexoses em amido requer duas moléculas de ATP para a ativação da frutose, que pode ser utilizada na produção de amido, assim como da glicólise. A síntese de amido é mediada pela enzima amido sintase (COLL et al., 2001). Durante o dia, a taxa de síntese de amido nos cloroplastos deve ser coordenada com a síntese de sacarose no citoplasma. As trioses fosfato produzidas no cloroplasto pelo ciclo de Calvin, são usadas tanto para a síntese de amido quanto de sacarose. Em soja foi demonstrado que quando a demanda por sacarose é alta pelas diversas partes da planta, menos carbono é estocado na forma de amido. A síntese de sacarose no citoplasma desvia a triose fosfato da síntese de amido, sendo que as enzimas-chave envolvidas na regulação da síntese de sacarose no citoplasma e na síntese de amido no cloroplasto são as enzimas sacarose fosfato sintase e a frutose 1,6-bifosfatase no citoplasma e a ADP-pirofosforilase no cloroplasto (DUNFORD, 2004). Segundo DaMatta et al. (1997), o aumento no conteúdo de amido nas folhas do cafeeiro durante o inverno explicaria, em parte, a acentuada inibição da fotossíntese potencial à baixa temperatura. Para Silva (2000), o acúmulo de amido nas folhas no período frio (maio a julho) é uma consequência da redução das taxas de crescimento, bem como causaria a inibição da fotossíntese nesse período.

A partir de março, na maioria das regiões cafeeiras ocorre, simultaneamente, redução na precipitação pluvial e da temperatura, com diminuição na fixação de carbono. Entretanto, mesmo que a fotossíntese apresente uma queda acentuada no

período anterior ao inverno, a mesma deve ser suficiente para suprir os tecidos de armazenamento do caule e das raízes, o que justificaria a grande quantidade de reserva de amido verificada em junho (Figura 10). Existem indicações que a fotossíntese líquida e a condutância estomática do cafeeiro sejam afetadas quando o potencial hídrico foliar é inferior a  $-2,0$  MPa (KUMAR; TIESZEN, 1980). Esse resultado evidencia que sob baixos teores de umidade no solo, continua a assimilação de carbono, ainda que a quantidade de água seja restritiva para o crescimento vegetativo. Como o crescimento vegetativo é afetado muito antes da assimilação de carbono sob diminuição contínua do potencial hídrico da planta (HSIAO et al., 1976; CARR, 2001; LOCY, 2004), a mudança na relação fonte-dreno no período pós-colheita é fundamental para o enchimento dos órgãos de armazenamento no inverno. Do exposto, qualquer fator que reduza a taxa fotossintética durante o acúmulo de carboidratos nos tecidos como, por exemplos, estresse hídrico, extremos de temperatura ou deficiência nutricional pode diminuir e até inviabilizar a produção do ano seguinte. Carvalho (1985) observou relação entre o teor de amido e a produtividade. Em 1983 as produções de café foram iguais a 1.115,9 e 1.078,8 gramas planta<sup>-1</sup> para as cultivares UFV-1359 e Catuaí. No ano seguinte, as produções foram 594 e 770 gramas planta<sup>-1</sup> para as mesmas cultivares. No cafeeiro é natural a alternância na produção, porém merece destaque o baixo teor de amido nos meses precedentes à floração no ano de 1983, inferior a 2,0% nos ramos, o que refletiu no ano seguinte com redução significativa na produção de frutos.

Os ramos do terço superior que normalmente apresentam menor quantidade de frutos desenvolvem gemas florais anteriormente à região mediana e inferior da planta, bem como os ramos que produziram poucos frutos situados em qualquer posição da planta. Assim, conforme a disponibilidade hídrica pode ser observada flores na lavoura em épocas atípicas para o florescimento, como em abril (Figura 11).

Em trigo, o acúmulo de reservas no caule é reconhecido pela sua importância na produção de grãos, havendo correlação com a produtividade, principalmente em condições de estresse, em que as condições de crescimento antes da antese são essenciais para o armazenamento do caule (BLUM, 1996).



Figura 11 - Ramo plagiotrópico de *C. arabica* cv Catuaí com a presença de frutos e emissão de flores em abril de 2006

Nas regiões cafeeiras é muito comum a ocorrência de várias floradas na lavoura. Essa característica resulta na desuniformidade de maturação dos frutos, dificultando a determinação da época de colheita, pois uma proporção de frutos verdes, cerejas, passas e secos, sempre serão encontrados na lavoura e poderão influenciar a qualidade do produto (BORGES; JORGE; NORONHA, 2002).

Parece existir no cafeeiro uma variação natural durante o florescimento de diferentes ramos localizados em diferentes posições ou mesmo entre nós de um mesmo ramo, apesar da florada principal ocorrer, aproximadamente, na mesma época. Como na espécie é comum o auto-sombreamento, ocorre um aproveitamento

diferenciado da radiação incidente, tanto entre plantas quanto entre ramos de uma mesma planta, fato que proporciona um gradiente no rendimento fotossintético e na produção de assimilados, razão da desuniformidade do processo reprodutivo.

Os frutos de uma determinada copa tendem a amadurecer simultaneamente dentro de um período curto de tempo ou a uma taxa pequena por dia, durante um longo período (JANZEN, 1980). No caso de frutos que amadurecem lentamente (mais comuns em árvores pequenas e arbustos), podem-se ter frutos maduros quase todos os dias, durante meses, os quais possuem cores vivas para atrair o agente dispersor, normalmente, pássaros ou mamíferos. Coincidentemente, esse parece ser o caso do cafeeiro, onde os frutos são coloridos e em seu ambiente natural é comum a dispersão por macacos (ECCARDI; SANDALJ, 2003). A floração em regiões sem um período seco definido como a Costa Rica, pode apresentar de doze a quinze emissões, conseqüentemente frutificando também durante o ano todo. Do exposto, é questionável a importância do fotoperiodismo para a espécie, e ao que tudo indica, existe um controle natural por parte da planta que favorece a desuniformidade reprodutiva, que deve estar associada ao desenvolvimento evolutivo da espécie de acordo com os fatores ecológicos dominantes na região de origem, incluindo a dispersão.

Existem alguns trabalhos que relatam à obtenção de uma florada mais uniforme do cafeeiro utilizando a aplicação de reguladores de crescimento vegetal. Malavolta (2000) em sua revisão sobre o café no Brasil, cita que os trabalhos de Alvim na década de 1950, demonstraram que o repouso das gemas dormentes pode ser quebrado por pulverizações com ácido giberélico, e que o déficit hídrico torna o tratamento ainda mais eficiente. Estes experimentos possibilitaram uma uniformidade na maturação dos frutos do cafeeiro, facilitando a colheita, fato que repercutiu nos países cafeeiros, particularmente naqueles com multiplicidade de floradas. O mesmo autor cita que a pulverização com nitrato de potássio também pode tornar mais uniforme e apressar a maturação dos frutos, facilitando a colheita e o beneficiamento.

Os botões florais de *Coffea arabica* L cv. Guatemalan tratados com  $100 \text{ mg.L}^{-1}$  de ácido giberélico, tiveram a floração antecipada em 20 dias, cujo desenvolvimento foi independente das primeiras chuvas ao contrário do que ocorreu com o controle

(SCHUCH; FUCHIGAMI; NAGAO, 1990). Entretanto, os autores mencionam que o efeito da giberelina foi significativo somente para os botões florais que apresentaram tamanho superior a 4 mm. Como o desenvolvimento dos botões florais do cafeeiro é bastante desuniforme e o período de indução e diferenciação das gemas varia em uma mesma planta (MAJEROWICZ; SONDAHL, 2005), dificilmente ocorreria em campo, condições ideais para a uniformização da florada aplicando-se substâncias químicas.

Entre os vários desafios que enfrenta a cafeicultura destacam-se a redução de custos de produção, aumento da produtividade, produção de café com qualidade e a produção com preservação do ambiente (CAIXETA, 1999). Portanto, é muito importante compreender os mecanismos envolvidos no desenvolvimento do cafeeiro, e como os mesmos podem ser manipulados para diminuir custos, obter maior uniformidade de maturação que contribuiriam para maior produtividade e melhoria na qualidade do produto.

## 5 CONCLUSÕES

Na espécie *Coffea arabica* L. cultivar Catuaí os ramos plagiotrópicos, caule e raízes são órgãos de armazenamento de carboidratos de reserva e sua variação está diretamente relacionada com os eventos fenológicos, principalmente a fase reprodutiva.

Acúmulo de carboidratos nos tecidos de reserva dos ramos plagiotrópicos está ligado ao desenvolvimento dos botões florais, e que o desenvolvimento de gemas reprodutivas é antecipado em ramos com poucos frutos e amido armazenado, comparado aos ramos com grande quantidade de frutos.

O armazenamento de amido nos ramos plagiotrópicos e no caule ocorre no período de declínio do crescimento vegetativo, após a colheita dos frutos, evidência do vínculo com a preparação para o florescimento da espécie.

Os tecidos do caule são importantes drenos de fotoassimilados, pelo armazenamento de amido durante grande parte do ano, além de atuar como fonte de carboidratos durante os eventos fenológicos da floração e expansão rápida dos frutos.

## REFERÊNCIAS

- ALVIM, P. de T. Factors affecting flowering of coffee. **Indian Coffee**, Bangalore, v.41, n. 6, p.218-224, 1977.
- AMARAL, J.A.T.; RENA, A.B.; AMARAL, J.F.T. Crescimento vegetativo sazonal do cafeeiro e sua relação com fotoperíodo, frutificação, resistência estomática e fotossíntese. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.41, n.3, p.377-384, 2006.
- AMASINO, R. O controle do florescimento. In: TAIZ, L; ZEIGER, E. (Ed.). **Fisiologia vegetal**. 3 ed. Porto Alegre: Artmed, 2004. cap. 24, p. 581-611.
- ASTEGIANO, E.D.; MAESTRI, M.; ESTEVÃO, M.M. Water stress and dormancy release in flower buds of *Coffea arabica* L.: water movement into the buds. **Journal of Horticulture Science**, Coventry, v. 163, p. 529-533, 1988.
- BENINCASA, M.M.P. **Análise de crescimento de plantas: noções básicas**. Jaboticabal: Funep, 2003. 41p.
- BLUM, A. Improving wheat grain fillig under stress by stem reserve utilization. In: BRAUN, H.J.; ALTAY, F.; KRONSTAD, W.E.; BENIVAL, S.P.S.; McNAB, A. **Wheat: prospects for global improvement**. Anakara: Kluwer Academic Publishers, 1996, p.135-142.
- BORGES, F.B.; JORGE, J.T.; NORONHA, R. Influência da idade da planta e da maturação dos frutos no momento da colheita e da qualidade do café. **Ciência em Tecnologia de Alimentos**, Campinas, v. 22, n. 2, mai-ago, 2002, p. 158-163.
- BOSS, P.K.; BASTOW, R.M.; MYLNE, J.S.; DEAN, C. Multiple pathways in the decision to flower: enabling, promoting and resetting. **The Plant Cell**, New York, v.18, supplement, p.18-31, 2004.
- BRESSANI, E. **Guia do barista: da origem do café ao espresso perfeito**. São Paulo: Café Editora, 2007. 173p.
- BULEÓN, A.; COLONNA, P.; PLANCHOT, V.; BALL, S. Starch granules: structure and biosíntesis. **International Journal of Biology Macromolecules**, Amsterdancidade, v. 23, p.85-112, 1998.
- CAIXETA, G.Z.T. Economia cafeeira, mercado de café, tendências e perspectivas. In: ZAMBOLIM, L. (Ed.). ENCONTRO SOBRE PRODUÇÃO DE CAFÉ COM QUALIDADE: **livro de palestras.....**Viçosa: UFV, Departamento de Fitopatologia, 1999. p. 3-21.
- CAMARGO, A.P. Florescimento e frutificação de café arábica nas diferentes regiões (cafeeiras) do Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 20, n.7, p. 831-839, 1985.

CAMARGO, A.P. de; CAMARGO, M.B.P. de. Definição e esquematização das fases fenológicas do cafeeiro arábica nas condições tropicais do Brasil. **Bragantia**, Campinas, v. 60, n. 1, p. 65-68, 2001.

CAMAYO-VÉLEZ, G.C.; ARCILA-PULGARÍN, J. Estudio anatómico y morfológico de la diferenciación y desarrollo de las flores del cafeto *coffea arabica* L. Variedad Colômbia. **Cenicafé**, Chinchiná, v.47, n.3, p.121-139, 1996.

CARR, M.K. The water relations and irrigation requirements of coffee. **Experimental Agriculture**, Cambridge, vol. 37, p.1-36, 2001.

CARVALHO, C.H.S. Relação entre a seca de ramos e a produção, teor de minerais, teor de amido e morte de raízes da progênie de Catimor UFV-1359. 1985. 43 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal)-Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 1985.

CASTILHO, Z.J.; LÓPEZ, A.R. Nota sobre el efecto de la intensidad de la luz em la floración del cafeto. **Cenicafé**, Chinchiná, v. 17, p. 51-60, 1966.

CASTRO, A.M. **Efeito de desfrutificações seqüenciadas sobre o crescimento e produção do cafeeiro arábico**. 2002. 97p. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal)-Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2002.

CHAPIN, F.S.; SCHULZE, E.; MOONEY, H.A. The ecology and economics of storage in plants. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, Califórnia, v. 21, p. 423-447, 1990.

CHAVES FILHO, J.T. **Relações entre estresse hídrico e ajustamento osmótico em plantas de lobeira (*Solanum lycocarpum* St. Hil.)**. 2000. 94p. Dissertação (Mestrado em Biologia)-Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 2000.

CHAVES FILHO, J.T. Novos paradigmas na cultura do cafeeiro. **Documentos IAC**, Campinas, n. 80, p.67-74, ago. 2007.

COLL, J.B.; RODRIGO, G.N.; GARCÍA, B.S.; TAMÉS, R.S. **Fisiologia Vegetal**. Madrid: Ediciones Pirâmide, 2001. 566p.

CORBESIER, L.; LEJEUNE, P.; BERNIER, G. The role of carbohydrates in the induction of flowering in *Arabidopsis thaliana*: comparisons between the wild type and a starchless mutant. **Planta, New York**, v. 206, p.131-137, 1998.

CORBESIER, L.; COUPLAND, G. The quest for florigen: a review of recent progress. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 57, n.13, p.3395-3403, 2006.

COSTA, C.G.; CALLADO, C.H.; CORADIN, V.T.R.; CARMELLO-GUERREIRO, S.M. Xilema. In: APPEZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S.M. **Anatomia vegetal**. 2. ed. Viçosa: Editora UFV, 2006. cap. 4, p.129-154.

CRISOSTO, C.H.; GRANTZ, D.A.; MEINZER, F.C. Effects of water deficit on flower opening in coffee (*Coffea Arabica* L.). **Tree Physiology**, New York, v. 10, p. 127-139, 1992.

CROOPE, S.M.S. **Modificações químicas, físicas e anatômicas na corola de café (*Coffea arabica* L. “Mundo Novo”) durante a floração**. 1969. 25p.. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Universidade Rural do Estado de Minas Gerais, Viçosa, 1969.

CUTTER, E. **Anatomia vegetal**: Parte II-órgãos. São Paulo: Roca, 1987. 336p.

DAMATTA, F.M.; MAESTRI, M.; MOSQUIM, P.R.; BARROS, R.S. Photosynthesis in coffe (*Coffea arabica* and *C. canephora*) as affected by winter and summer conditions. **Plant Science**, New York, v. 128, p. 43-50, 1997.

DONATO, F. **Crescimento do botões florais e variações no amido das corolas de café (*Coffea arabica* L. ‘Mundo Novo’, sob condições naturais**. 1969. 29p.. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Universidade Rural do Estado de Minas Gerais, Viçosa, 1969.

DOORN, W.G.; MEETEREN, U. Flower opening and closure: a review. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 54, n. 389, p.1801-1812, 2003.

DRINNAN, J.E.; MENZEL, C.M. Temperature affects vegetative growth and flowering of coffee (*Coffea arabica* L.). **Journal of Horticulture Science**, Coventry, v. 70, p. 25-34, 1995.

DUNFORD, S. Translocação no floema. In: TAIZ, L; ZEIGER, E. (Ed.). **Fisiologia vegetal**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2004. cap. 10, p.221-249.

ECCARDI, F.; SANDALJ, V. **O café: ambientes e diversidade**. Rio de Janeiro: Casa da Palavra, 2003. 237p.

ESAU, K. **Anatomia das plantas com sementes**. Tradução de B.L. de Morretes. São Paulo: Editora Edgard Blücher, 1989. 293 p.

FENNER, M. **Seed ecology**. New York: Chapman & Hall, 1985. 151p.

FRANCO, C.M. Fotoperiodismo em cafeeiro, *C. arabica* L. **Revista do Instituto do Café**, São Paulo, v. 27, p. 1586-1592, 1940.

- HSIAO, T.C.; ACEVEDO, E.; FERERES, E.; HENDERSON, D.W. Stress metabolism. **Philosophical Transactions of the Royal Society of the London**, London, v. 273, p. 479-500, 1976.
- JAEGER, K.E.; GRAF, A.; WIGGE, P.A. The control of flowering in time and space. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 57, n. 13, p. 3415-3418, 2006.
- JANZEN, D.H. **Ecologia vegetal nos trópicos**. São Paulo: EPU, 1980. 79p.(Temas de Biologia, 7)
- KOZLOWSKI, T.T. Carbohydrates sources and sinks in wood plants. **The Botanical Review**, New York, v. 58, n.2, p.107-222. Apr-Jun,1992.
- KRAUS, E; ARDUIN, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Seropédica: EDUR, 1997. 198p.
- KUMAR, D.; TIESZEN, L.L. Photosynthesis in *Coffea arabica* II: effects of water stress. **Experimetal Agriculture**, London, v. 16, p. 21-27, 1980.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RIMA Artes e textos, 2000. 531p.
- LEVY, Y.Y.; DEAN, C. The transition to flowering. **The Plant Cell**, Rockville, v.10, p. 1973-1989, 1998.
- LOCY, R.D. Fisiologia do estresse. In: TAIZ, L; ZEIGER, E. (Ed.). **Fisiologia vegetal**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2004. cap. 25 p.613-643.
- MAGALHÃES, A.C.; ANGELOCCI, L.R. Sudden alterations in water balance associated with flower bud opening in coffee plants. **Journal of Horticulture Science**, Coventry, v. 51, p. 419-423, 1976.
- MAJEROWICZ, N.; SÖNDAHL, M.R. Induction and differentiation of reproductive buds in *Coffea arabica* L. **Brazilian Journal of Plant Physiology nao abreviar**, Londrina, v.17, n.2, p. 247-254, 2005.
- MALAVOLTA, E. **História do Café: Agronomia, agricultura e comercialização**. São Paulo: Ceres, 2000. 464 p.
- MARÍN-LÓPEZ, S.M.; ARCILA-PULGARÍN, J.; MONTOYA-RESTREPO, E.C.; OLIVEROS-TASCÓN, C.E. Câmbios físicos y químicos durante la maduración del fruto de café (*Coffea arabica* L. var. Colômbia). **Cenicafé**, Chinchiná, v.54, n.3, p.208-225, 2003.

MELO, W.J.; BERTIPAGLIA, L.M.A; MELO, G.M.P.; MELO, V.P. **Carboidratos**. Jaboticabal: Funep, 1998. 214p.

MOENS, P. Étude écologique du development génératif et su végétatif dès bourgeons de *Coffea canephora* Pierre: l'initiation florale. **Scientifique**, Congo, v. 96, p. 103, 1962.  
MOTTA FILHO, J.P. **Cultura do café no Brasil**: Manual de recomendações. 4ª ed. Rio de Janeiro: IBC/GERCA, 1981. 503p.

PASSOS, L. **Métodos analíticos e laboratoriais em fisiologia vegetal**. Coronel Pacheco: EMBRAPA-CNPGL, 1996. 223p.

PEREIRA, G.; SAMPAIO, J.B.R.; AGUIAR, J.L.P. de. **O desenvolvimento da cafeicultura no cerrado**. Planaltina: Embrapa Cerrados, 1999. 32 p.

PIMENTA, C. J. **Qualidade de café**. Lavras: Editora UFLA, 2003. 304p.

PIRINGER, A.A.; BORTHWIGK, H.A. Photoperiodic responses of coffee. **Turrialba**, San José, v.5, n.3, p.72-77, 1955.

RAIJ, B. van.; COSTA, W.M. da; IGUE, T.; SERRA, J.R.M.; GUERREIRO, G. Calagem e adubação nitrogenada e potássica para o cafeeiro. **Bragantia**, Campinas, v. 55, n. 2, p. 347-355, 1996.

REIS, A.R. **Metabolismo do nitrogênio e estado nutricional do cafeeiro (*Coffea arabica* L.)**. 2007. 79p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2007.

RENA, A.B.; MAESTRI, M. Fisiologia do cafeeiro. In: RENA, A.B.; MALAVOLTA, E.; ROCHA, M.; YAMADA, T. (Ed.). **Cultura do cafeeiro**: fatores que afetam a produtividade. Piracicaba: Associação Brasileira para a Pesquisa da Potassa e Fósforo, 1986. cap. 2, p.13-85.

RENA, A.B.; MAESTRI, M. Ecofisiologia do cafeeiro. In: CASTRO, P.R.C.; FERREIRA, S.O.; YAMADA, T. (Ed.). **Ecofisiologia da produção agrícola**. Piracicaba: Associação Brasileira para a Pesquisa da Potassa e Fósforo, 1987. p.119-147.

RENA, A.B.; MAESTRI, M. Relações hídricas no cafeeiro. **Item**, Brasília, n. 48, p. 34-41, set., 2000.

RENA, A.B.; BARROS, R.S.; MAESTRI, M. Desenvolvimento reprodutivo do cafeeiro. In: ZAMBOLIM, L. (Ed.). **Tecnologias de produção de café com qualidade**. Viçosa: UFV, 2001. cap. 4, p. 101-118.

ROMERO, J.C.P. **O café no IAC-Instituto Agrônômico**: 60 anos de artigos científicos publicados na revista *Bragantia* (1941 a 2001). Piracicaba: Editora Agrônômica Ceres, 2002. 568 p.

- SAJO, M.G.; CASTRO, N.M. Caule. In: APPEZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S.M. (Ed.). **Anatomia vegetal**. 2. ed. Viçosa: Editora UFV, 2006. p.283-302.
- SANTINATO, R.; FERNANDES, L.T.; FERNADES, D.R. **Irrigação na cultura do café**. São Paulo: Arbore, 1997. 146p.
- SANTOS, R.F.; CARLESSO, R. Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. Campina Grande: **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v.2, n.3, p. 287-294, 1998.
- SCATENA, V.L.; SCREMIN-DIAS, E. Parênquima, colênquima e esclerênquima. In: APPEZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S.M. (Ed.) **Anatomia vegetal**. 2. ed. Viçosa: Editora UFV, 2006. p. 109-119.
- SCHUCH, U.; FUCHIGAMI, L.H.; NAGAO, M.A. Giberellic acid causes earlier flowering and synchronizes fruit ripening of coffee. **Plant Growth Regulation**, Amsterdam, v.9, p. 59-64, 1990.
- SCHUCH, U.; FUCHIGAMI, L.H.; NAGAO, M.A. Flowering, ethylene production, and ion leakage of coffee in response to water stress and giberellic acid. **Journal of the American Society for Horticulture Science**, Alexandria, v.117, n.1, p.158-163, 1992.
- SILVA, E. A. **Periodicidade do crescimento vegetativo em Coffea arabica L.: relações com a fotossíntese em condições de campo**. 2000. 31p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal)-Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2000.
- SOUZA, V.C.; LORENZI, H. **Botânica sistemática**: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2005. 639 p.
- TETLOW, I.J.; MORELL, M.K.; EMES, M.J. Recent developments in understanding the regulation of starch metabolism in higher plants. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, n. 406, p. 2131-2145, Oct. 2004.
- VIDAL-TORRADO, P.; SPAROVEK, G. Mapa pedológico detalhado 1:10000 do Campus "Luiz de Queiroz". Piracicaba: ESALQ-USP, 1993. (não publicado).
- VIEIRA, M.; CARVALHO, G. Perspectivas para cafés do Brasil. In: ZAMBOLIM, L. **Café: produtividade, qualidade e sustentabilidade**. Viçosa: UFV, 2000. p. 75-89.
- WORMER, T.M.; GITUANJA, J. Floral initiation and flowering of Coffea Arabica L. in Kenya. **Experimental Agriculture**, London, v. 6, p. 157-170, 1970.
- ZEEMAN, S.V.; SMITH, S.M.; SMITH, A.M. The breakdown of starch in leaves. **New Phytologist**, London, v. 163, p. 247-261, 2004.